

Das Stomodaeum der Lumbriciden.

VON

Joh.-Jakob MENZI

Filzbach (Glarus).

Hierzu Tafel 6 u. 7 und 13 Textfiguren.

INHALTSÜBERSICHT.

EINLEITUNG.

I. Literaturbesprechung und Geschichtliches.

II. Eigene Untersuchungen.

- a)* Material und Materialbeschaffung.
- b)* Untersuchungsmethoden.
- c)* Die I. Entwicklungsstufe (Ausgangsstufe) :
Die beginnende Ektodermeinstülpung.
- d)* Die II. Entwicklungsstufe :
Ein weiter entwickelter Zustand, ohne Eröffnung
einer Darmpforte.
- e)* Die III. Entwicklungsstufe :
Die Verhältnisse direkt vor und während des Durch-
bruches von Ektoderm und Entoderm.
- f)* Die IV. Entwicklungsstufe :
Das durchgehende Darmrohr.
- g)* Auskleidung des Stomodaeums mit Cilien u. Cuticula.
- h)* Die Verschiebung in der äussern und innern Segmen-
tierung des Vorderendes.
- i)* Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

III. Vergleichen zwischen der embryonalen und regenera- tiven Entwicklung des Vorderdarms der Oligochaeten. Literaturverzeichnis.

EINLEITUNG.

Die nachfolgende Arbeit befasst sich mit Untersuchungen über die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm in der ontogenetischen Entwicklung des Lumbriciden-Pharynx mit anschliessenden Vergleichen über seine regenerative Bildung. Sie wurde im zoologisch-vergleichend-anatomischen Institut der Universität Zürich ausgeführt auf Anregung und unter Leitung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER. Für die wohlwollende Unterstützung und das teilnehmende Interesse, das mir jederzeit von dieser Seite zu Teil wurde, sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER hier meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Gleichzeitig ist es mir eine angenehme Pflicht, Fräulein Privatdozent Dr. M. DAIBER, Prosektrix am hiesigen zoologischen Institute, meinen aufrichtigen Dank zu übermitteln. Sie hatte die Güte, mir ihre grossen technischen Kenntnisse in überaus reichem Masse angedeihen zu lassen, und auch sonst ist sie mir während der ganzen Dauer meiner Untersuchungen bereitwilligst beigestanden. An dieser Stelle benütze ich ebenfalls gerne die Gelegenheit, unserem Instituts-Assistenten, Herrn Dr. M. KÜPFER, der in liebenswürdiger Weise mir manchen vorzüglichen Rat erteilte, meinen tiefgefühlten Dank zu sagen. Ueberdies bin ich Herrn Prof. Dr. H. SCHNIZ, Direktor des Botanischen Gartens in Zürich, sehr verpflichtet. In äusserst verdankenswerter Weise hat Herr Prof. Dr. H. SCHNIZ mir im Rechberggarten Areal zur Verfügung gestellt, wo ich die gewünschten Lumbriciden-Spezies zu Zuchtzwecken halten konnte.

I. Literaturbesprechung und Geschichtliches.

Sowohl bei Polychaeten wie Oligochaeten geht die ontogenetische Bildung des Verdauungskanales zum grössern Teil aus dem Entoderm und zum kleinern aus dem Ektoderm hervor. Der Mitteldarm nimmt seinen Ursprung aus dem innern Keimblatte, während sich an der Entwicklung des Vorder- und Enddarms ektodermale Einstülpungen beteiligen. Der Anteil nun, den diese beiden Einstülpungen nehmen, soll nach Ansicht der Forscher ein verschiedenes grosser sein; namentlich in der Gruppe der Oligochaeten gehen die Anschauungen hierüber auseinander, und ich will versuchen, an Hand der Literatur diese Verschiedenheit in den Auffassungen darzulegen. Ich beschränke mich bei meiner Arbeit auf die Feststellung der ektodermalen Einstülpung des Vorderdarms bei der Familie der Lumbricidae, obschon die Autoren auch über die Bildung des Enddarmes nicht zu einem übereinstimmenden Resultat gekommen sind.

Von den ältesten Forschern der Entwicklungsgeschichte der Oligochaeten kann man wohl Jul. d'UDEKEM (55-56) nennen, welcher den « *Lombric terrestre* », vermutlich *Lumbricus terrestris* L., embryologisch untersuchte. Die Angaben über die Entstehung des Verdauungstraktus sind zwar nur allgemein gehalten. Genauere Mitteilungen, ob z. B. der Vorderdarm aus dem äussern oder innern Blatt entstehe, finden wir nicht. Er sagt: « Le tube digestif est l'organe que l'on distingue le premier, car on peut le considérer comme formé lorsque le blastoderme a paru. Plus tard, il acquiert des parois propres par la division du blastoderme en deux feuillets. En même temps a lieu l'ouverture de la bouche... A mesure que le développement se poursuit, le tube digestif s'étrangle là où les cœurs se formeront plus tard. Dès lors la partie qui se trouve devant l'étrangle-

ment prend le nom de pharynx, la partie du tube digestif qui suit l'étranglement se compose de l'estomac et de l'intestin réunis. » D'UDEKEM hat auch noch Angaben über die Entwicklung einer Reihe anderer Obligochaeten gemacht, z. B. von *Enchytraeus vermicularis*, *Chaetogaster diaphanus*, *Nais proboscidea*, *Tubifex rivulorum* und *Euaxes obtusirostris* Menge (*Rhynchelmis*). Diese Mitteilungen sind aber in Bezug auf die Bildung des Darmrohres noch weniger detailliert wie diejenigen über *Lumbricus terrestris* und dürfen deswegen übergangen werden.

In A. KOWALEVSKY'S embryologischen Studien an Würmern und Arthropoden (71) lesen wir bezüglich der Bildung des Vorderdarms bei *Euaxes (Rhynchelmis)*: « Zugleich bildete sich die Mundöffnung und der Vorderdarm als eine Einstülpung des vordern Blattes in der Spalte zwischen den vordern Enden beider Keimstreifen. » Was die Entwicklung derselben Darmpartie bei *Lumbricus rubellus* Gr. betrifft, so drückt er sich folgendermassen aus: Um die Mundöffnung entwickelt sich « ein aus mehreren Zellen bestehender Wulst, dessen innere Zellen ein mehr oder weniger langes Rohr bilden, welches schon jetzt zu der Oeffnung führt, welche der eigentliche Eingang in die nach hinten führende Darmhöhle ist. Dieses Rohr wird mit dem Wachstum des Embryos immer länger und aus demselben hat sich der Oesophagus gebildet. Aus dem Gesagten können wir wohl schliessen, dass die innere epitheliale Auskleidung des Oesophagus nicht aus dem Darmblatte, sondern vom obern, oder Hornblatte stammt. » Die von ihm beschriebene Form *Lumbricus rubellus* Gr. entspricht sicher nicht der Form *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, sondern dürfte eher durch die Angabe, dass sie im Dünger vorkomme, und in ihren Cocons nur je 1 Ei enthalten, mit der Form *Allolobophora putra* Hoffmeister = *Helodrilus (Dendrobaena) rubidus* Savigny zu identifizieren sein.

PERRIER (1874) drückt sich über die Herkunft des Vorderdarmabschnittes bei *Urocheta corethrura* F. Müller (= *Pontoscolex corethrurus* F. Müller) folgendermassen aus: « L'em-

bryogénie montre, en effet, que les parties dans lesquelles se divise l'appareil digestif n'ont pas toutes la même origine. Le pharynx se forme de bonne heure par une prolifération des cellules du feuillet corné qui s'invagine en même temps, de manière à former la bouche. »

B. HATSCHKE (78) lässt den Oesophagus von *Criodrilus* ebenfalls aus Ektodermzellen hervorgehen. Er beschreibt ihn als « ein ziemlich langes, dünnwandiges Ektoderm-Rohr », welches sich mit weiter Mündung in das Lumen des Mitteldarmes öffnet. Auch in KLEINENBERGS *Embryology of the Earthworm* (79) wird der Oesophagus als ein Gebilde des Ektoderms geschildert.

LEMOINE (83) endlich kommt bei der Entwicklung des *Enchytraeus albidus* zum gleichen Ergebnis: « L'épiblaste, de plus, forme par invagination la partie correspondante de l'œsophage. »

Alle diese älteren Autoren (ausgenommen D'UDEKEM und PERRIER) nannten einfach den eingestülpten Abschnitt Oesophagus und man schloss daraus, dass beim ausgewachsenen Wurm das so bezeichnete Stück ektodermaler Herkunft sei.

Nun hat VEJDOVSKÝ in seiner *Morphologie der Oligochaeten* (84) am Verdauungskanal der ausgewachsenen Formen folgende wesentliche Abschnitte unterschieden: 1° Mundhöhle mit Pharynx; 2° Oesophagus; 3° Magendarm und 4° Enddarm. Durch seine Untersuchungen hat er den Oesophagus aber als Derivat des Entoderms nachgewiesen und den Pharynx als das Ende der ektodermalen Invagination dargestellt. Zum ersten Mal erfahren wir von diesem Autor auch eine Angabe über den Umfang dieser ektodermalen Einstülpung. Von *Rhynchelmis* besitzt er Stadien, wo sie sich zunächst auf das erste Segment beschränkt, dann aber allmählich nach hinten rückt, bis sie die vier ersten Segmente einnimmt. Der junge Pharynx besteht aus bewimperten Epithelzellen; sein hinteres Ende endigt anfänglich blind, resorbiert sich bald, um in das Lumen des inzwischen durch die Verjüngung des alten Darmes entstandenen Oesophagus zu münden. Ähnliche Bildungsvorgänge von Pharynx und Oesophagus konstatierte VEJDOVSKÝ (1884) bei

der sich durch Teilung fortpflanzenden *Aeolosoma tenebrarum* und KENNEL (1882) bei *Ctenodrilus pardalis*.

L. ROULE (1889) sagt über die Bildung der beiden ektodermalen Einstülpungen am Verdauungskanal von *Enchytraeoides Marioni* folgendes: « Deux dépressions ectoblastiques vont alors à la rencontre du feuillet interne, et constituent le stomodaeum et le proctodaeum. Ces deux dépressions s'abouchent avec l'archentéron; ce dernier devient l'intestin, la dépression antérieure le pharynx et la postérieure le rectum. Le rectum et le pharynx sont donc produits par l'ectoblaste. »

WILSON (1889) kann in seiner Arbeit über *Lumbricidenentwicklung* die Befunde VEJDOVSKÝ's bestätigen, bezeichnet zwar nicht das vierte, sondern das Ende des fünften Segmentes als die Grenze, bis zu welcher die ektodermale Einstülpung einwächst. Seine Figuren stellen jedoch, wie mir scheint, diese auf fünf Segmente sich erstreckende Einwachsung nicht klar genug dar.

VEJDOVSKÝ (88-92) hat nun aber seine frühere Ansicht geändert. Untersuchungen an Schnittserien von jungen Stadien von *Rhynchelmis* lassen ihn zur Ueberzeugung kommen, « dass auch das Pharynxepithel aus den modifizierten Hypoblastzellen sich aufbaut. » Der Autor begründet dies damit, dass in den ersten Entwicklungsstadien die Entodermzellen bis zum ersten Segment reichen und, weil nun die Umbildung der Entodermzellen zum definitiven Darmepithel von vorn nach hinten schreitet, erklärt er sich deshalb, dass das Vorderdarmepithel und damit also auch der Pharynx, im zweiten, dritten Segmente usw. nur entodermaler Herkunft sein kann. Auch in der Organogenie der Lumbriciden, die für mich nun in erster Linie in Betracht kommen, sagt VEJDOVSKÝ (p. 317): « Dass das Stomodaeum der Lumbriciden von Anfang an sich ebenso an das erste Segment beschränkt, habe ich bereits früher mehrmals hervorgehoben. Dasselbe findet man auch in spätern Stadien, wo der Embryo sich bedeutend in die Länge erstreckt; nicht selten aber sieht man, dass die Röhre bis in das zweite und dritte Segment reicht. In solchen Fällen ist es schwierig anzugeben, ob der hintere

Teil aus den Epiblast- oder Hypoblastzellen besteht. » Das Problem der Pharynxbildung will er dann mit jüngeren Stadien lösen, und nach seiner Meinung wird man dann auch bei Lumbriciden dieselben Verhältnisse finden wie bei *Rhynchelmis*.

BÉDDARD (92) lässt bei *Acanthodrilus multiporus* die ektodermale Auskleidung, die auf jungen Stadien blind endet, bis zum Ende des IV. Segmentes gehen.

HOFFMANN (99) hat seine Untersuchungen hauptsächlich an *Allolobophora putra* Hoffmeister [= *Helodrilus (Dendrobaena) rubidus* (Savigny)] angestellt, die Form die auch VEJDOVSKÝ mit Vorliebe für seine Studien gewählt hat. HOFFMANN findet an der Einmündungsstelle des Stomodaeums in den Urdarm vier Zellen, die durch ihr hyalines, plasmatisches Aussehen scharf vor den übrigen hervortreten. Diese vier Zellen am proximalen Ende der ektodermalen Einstülpung bilden nun gleichsam die Marke für den Uebergang des Ektoderms in das Entoderm; anders ausgedrückt, geben sie die Stelle an «wo der Pharynx aufhört und der Mitteldarm beginnt».

TANNREUTTER (15) gibt für *Bdellodrilus* ebenfalls ein kurzes Stomodaeum an, macht aber darüber keine nähern Angaben.

Im Verlaufe der Darstellung meiner eigenen Ergebnisse wird sich noch Gelegenheit bieten, auf das ein und andere der einschlägigen Literatur detaillierter einzutreten.

An dieser Stelle möchte ich noch einige Bemerkungen über die Terminologie des Verdauungstrakts anschliessen. Wie ich weiter oben schon anführte, hat VEJDOVSKÝ im Jahre 1884 in seiner Morphologie den Darmkanal der Oligochaeten in folgende Abschnitte eingeteilt: 1. Mundhöhle (Stoma) mit Pharynx; 2. Oesophagus; 3. Magendarm und 4. Enddarm. Zugleich ist er zum Ergebnis gelangt, dass der Oesophagus entodermaler, während Mundhöhle mit Pharynx ektodermaler Abstammung sei. EISIG (98) stellt sich nun auf Grund seiner entwicklungsgeschichtlichen Resultate, die er an einer Polychaetenform (*Capitella*) gewonnen hat, in Bezug auf die Bezeichnungsweise des Darmkanals auf einen prinzipiell andern Standpunkt. Er nennt die ektodermale Vorderdarneinstülpung,

zusammengesetzt aus Stoma und Oesophagus, Stomodaeum, und unter Pharynx versteht EISIG nur den bei den Polychäten austülpbaren Teil des Oesophagus. Pharynx im Sinne VEJDOVSKÝS entspricht also dem Oesophagus-Pharynx von EISIG. Ich nehme davon Umgang, der einen dieser beiden Bezeichnungsweisen den Vorzug zu geben, sondern will hier lediglich auf den grundsätzlichen Unterschied hinweisen. Es sei mir nur die Bemerkung erlaubt, dass der Grund, warum bei den Oligochaeten der Darmabschnitt hinter dem Pharynx als Oesophagus bezeichnet wird, wahrscheinlich darin liegt, dass er durch sein enges Lumen einerseits vom muskulösen Pharynx, anderseits vom geräumigen Kropf- und Muskelmagen stark hervortritt. Vergleichend-morphologisch ist die Terminologie VEJDOVSKÝS für die Oligochaeten gut gestützt, und meinerseits halte ich für die folgenden Untersuchungen daran fest.

II. Eigene Untersuchungen.

a) *Material und Materialbeschaffung.*

Wie die Dinge nun liegen, ist also für die Familie der Lumbriciden die Frage der Pharynxbildung nicht restlos abgeklärt. Von den Autoren, die sich eingehender mit dieser Frage beschäftigten, wiesen WILSON (89) und HOFFMANN (99) die ektodermale Entstehung des Pharynx nach, während VEJDOVSKÝ (88-92) zur Ueberzeugung kam, dass der Pharynx der Lumbriciden ähnlich demjenigen von *Rhynchelmis* entodermalen Ursprungs sei. Was namentlich die Arbeit HOFFMANNS betrifft, so scheinen mir seine Figuren auf keiner lückenlosen embryologischen Reihe zu beruhen und demzufolge seine Schlüsse nicht absolut überzeugend. Ueberdies hat er seine Untersuchungen nur an einer einzigen Art angestellt. Im einzelnen wird an anderer Stelle noch darauf hinzuweisen sein. Es

scheint deshalb durchaus gerechtfertigt, dieses Thema nochmals vorzunehmen. Zu diesem Zwecke habe ich auf Anraten von Herrn Professor Dr K. HESCHELER mir embryologisches Material folgender fünf einheimischer Vertreter der Familie der Lumbriciden gewählt:

1. *Lumbricus terrestris* (Linné).
2. *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister).
3. *Helodrilus (Allolobophora) caliginosus* (Savigny).
4. *Helodrilus (Dendrobaena) rubidus* (Savigny).
5. *Eisenia foetida* (Savigny).

Die Tiere wurden bestimmt nach MICHAELSEN (*Das Tierreich; Oligochaeta*. 1900). Der Uebersicht wegen will ich hier die Synonyme obiger Formen nach der Arbeit VEJDOVSKÝS (88-92) anführen:

1. *Lumbricus terrestris* (Linné).
2. *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister).
3. *Allolobophora trapezoides* (Dugès).
4. *Allolobophora putra* (Hoffmeister).
5. *Allolobophora foetida* (Savigny).

Was diese letztere Art, *Eisenia foetida* Sav. anbetrifft, stimmen alle meine Untersuchungsergebnisse mit den an den andern Species gewonnenen grundsätzlich überein. Die Entwicklung des Darmrohres verläuft in durchaus gleicher Weise; allein die histologischen Bilder, sowohl der ausgewachsenen Tiere, wie der Embryonen sind nicht so klar und übersichtlich wie die der andern Species, ganz abgesehen von der bei *Eisenia foetida* relativ grösseren Masse Dotter, die dem Anfertigen der Mikrotomschnitte starke Hindernisse entgegenstellte. Aus diesen Gründen habe ich davon abgesehen, mikroskopische Bilder dieser Form zu zeichnen.

Um mir eine grosse Menge embryologischen Materials zu verschaffen, sammelte ich in den Frühlingsmonaten März, April und Mai in und um Zürich geschlechtstreife Exemplare dieser oben angegebenen Arten. Für jede Art reservierte ich eine ca. 1 m. lange, 40-50 cm breite und ebenso tiefe Kiste, die bis etwa zu dreiviertel mit Erde angefüllt war. Diese Kisten

eigneten sich besser als die kleinen Glasaquarien zu Zuchtzwecken, weil sie den Würmern mehr Bewegungsfreiheit ermöglichten. Um den Lebens- und Ernährungsverhältnissen der einzelnen Arten möglichst gerecht zu werden, brachte ich sie unter Bedingungen, wie sie ihnen die Natur selbst bot. *Lumbricus terrestris* L., *Lumbricus rubellus* Hffmstr. und *Helodrilus* (*Allolobophora*) *caliginosus* Sav. hielt ich deswegen in mit Laub vermischter Gartenerde, während *Helodrilus* (*Dendrobaena*) *rubidus* Sav. und *Eisenia foetida* Sav., die sich am liebsten in Komposterde aufhalten, in solche gebracht wurden. Durch öfteres Bespritzen (durchschnittlich 2-3 Mal per Woche) blieb die Erde immer feucht, sodass die Tiere sich nahe unter der Oberfläche befanden und ihre Cocons in grosser Anzahl ablegten. Hier konnten sie leicht gesammelt werden. Den ganzen Sommer über, bis November und Dezember, konnte ich Cocons finden. Die Cocons der drei ersten Arten sind infolge ihrer milchigen Eiweissflüssigkeit und der hornigen Beschaffenheit der Coconmembran ganz undurchsichtig, sodass ich gewiss 400 öffnen musste, bis ich die nötigen Stadien bekommen konnte. Im allgemeinen sind die frisch abgelegten Cocons von weisslich-gelber Farbe, die ältern mehr dunkelbraun, sodass man hierin ein einigermassen gültiges Erkennungsmittel für den Ausbildungsgrad der darin liegenden Embryonen besitzt. Die Cocons von *Helodrilus* (*Dendrobaena*) *rubidus* und *Eisenia foetida* sind wegen der hellern Farbe der Eiweissflüssigkeit durchscheinend, sodass hier das Aufsuchen der gewünschten Entwicklungsstufen im Cocon unter dem binokulären Mikroskop erleichtert ist. Die Anzahl der Embryonen in den Cocons ist verschieden gross. Bei den ersten vier Species habe ich meistens 1-2 beobachtet (häufiger 1), während ich bei *Eisenia foetida* bis 5 Stück vorfand. Der Zeitraum von der Ablage des Cocons bis zum Ausschlüpfen des Würmchens ist sehr verschieden, je nach Jahreszeit und Temperaturverhältnissen: Während der heissen Sommerzeit dauerte die Entwicklung im Cocon 12-15 Tage; im Herbst und Winter bis 3 1/2 Wochen. Hielt ich die Cocons kurz nach der Ablage während

der kalten Jahreszeit im Laboratorium, so wurde damit die Ausbildung beschleunigt und betrug bei etwa 17-18° Zimmer-temperatur ca. 2 1/2 Wochen. Meine Beobachtungen lassen sich recht gut mit denjenigen DITTLESENS (1904) vergleichen, der für *Tubifer* eine Embryonalentwicklung von mindestens 13 Tagen angibt; bei *Rhynchelmis* braucht sie jedoch nach VEJDOVSKÝ (1884) 5 Wochen. Auf die Altersbestimmung nach Tagen und Stunden ist demzufolge für die Auffindung der gewünschten Stadien kein Verlass. Richtiger unterscheidet man die Embryonen nach der Zahl der ausgebildeten Segmente.

b) Untersuchungsmethoden.

Die Cocons wurden auf einem Objektträger oder einer Uhrschale mit feinen Nadeln und Schere geöffnet und die Embryonen unter dem binokulären Mikroskop herauspräpariert. Ältere Embryonen wurden nachher mit Chloroform betäubt, hierauf mit einem Pinsel oder einer Nadel ganz gerade ausgestreckt, und dann mit der Fixierungsflüssigkeit überrascht, um eine Krümmung zu verhindern. Ganz junge Stadien mit erst einer kleinen Zahl gebildeter Segmente konnten ohne weiteres fixiert werden. Als Fixierungsflüssigkeiten habe ich einige der gebräuchlichsten angewandt: Chromsäure, absoluten Alkohol, Mann'sche Flüssigkeit, Bouin'sches Gemisch, wässrige Sublimatlösung und Flemming'sche Flüssigkeit. Für die zarten Objekte erwies sich die Sublimatfixierung besonders geeignet. Die Fixierungsdauer für diese kleinen Embryonen (ca. 1/5 mm. bis 1/2 cm. lang) betrug 1-3 Stunden. Da der in den Embryonen enthaltene Nahrungsdotter für die Anfertigung von Schnitten ein fast unüberwindliches Hindernis darstellt, habe ich oft mit einer feinen Platinnadel die in der Fixierungsflüssigkeit liegenden Objekte angestochen und so ein Herausfließen des Dotters herbeigeführt, ohne dass dabei die bereits fixierten Embryonalbezirke den geringsten Schaden genommen hätten. An ältern Exemplaren habe ich einfach das für mich in Frage

kommende Vorderende ebenfalls mit einer Platinnadel abgetrennt. Nach Abspülen der Objekte in destilliertem Wasser, übertrug ich sie in 70%igen Alkohol, dem bis zu gelb-brauner Färbung einige Tropfen alkoholischer Lösung von Jodjodkalium beigelegt wurden. Dann gelangten sie in reinen 95%igen Alkohol und endlich in absoluten Alkohol. Um die Objekte im Interesse einer guten Erhaltung der Histologie rasch zu entwässern, gab mir Herr Dr. M. KÜPFER den Rat, sie in einer hohen Alkoholsäule aufzuhängen. Die zu entwässernden Embryonen wurden in eine engmaschige Gaze eingewickelt und 1-2 cm. in ein mit absolutem Alkohol gefüllten Reagenzglaschen hineingestossen, sodass das Niveau der Alkoholsäule über die Gaze zu liegen kam. Die Dauer des Verweilens in sämtlichen Alkoholen betrug durchschnittlich 2-3 Stunden, je nach Grösse des Objektes, davon im absoluten mindestens 1 Stunde. Als Vormedium zum Einbetten verwendete ich Chloroform ($\frac{1}{2}$ -1 Stunde), welches ich mehrmals wechselte, damit der Alkohol möglichst gründlich entfernt wurde. Hierauf folgte eine gesättigte Lösung von weichem Paraffin in Chloroform (Chloroform-Paraffin), in welchem die Objekte längere Zeit (Wochen, Monate) aufbewahrt werden konnten. Wollte man die Prozeduren zu Ende führen, so wurde nach $\frac{1}{2}$ -1 Stunde das Objekt samt Chloroformparaffin in den Thermostaten gestellt, wobei an der Wärme das Chloroform bald verdampfte, und nur das weiche Paraffin zurückblieb. Nach 3-4 maligem Wechseln des weichen Paraffins kamen die Embryonen endlich ins definitive Schneideparaffin. Die ganze Paraffinbehandlung erstreckte sich auf 2-3 Stunden. Wohl die schwierigste Manipulation war die Einbettung. Ich benutzte die Mayer'schen Papierkästchen, welchen ich auf der Bodenfläche ein Graphit-Fadenkreuz einzeichnete, nach welchem dann die Orientierung des Objektes unter dem binokulären Mikroskop zu erfolgen hatte. Oft habe ich die kleinsten Formen mit Boraxkarmin in toto gefärbt, um bei der Einbettung die Orientierung besser vornehmen zu können. Diese Farbe konnte nachher beim Behandeln der Schnitte sehr leicht mit salzsaurem Alkohol ausgezogen werden.

Hernach wurde das mit Paraffin und Objekt gefüllte Papierkästchen sukzessive im Wasser abgekühlt und endlich das Paraffin vom Papier befreit. Auf der Unterseite des Paraffinblocks hatte sich nun das Fadenkreuz abgezeichnet, auf welches dann das Mikrotommesser eingestellt werden konnte. Handelte es sich um eine ganz genaue Orientierung, was für die jüngsten Embryonen immer wünschenswert erschien, dann empfahl sich die Anwendung folgender Methode nach HOFFMANN, der ich mit wenigen Modifikationen gefolgt bin: Die Embryonen kommen, nachdem sie durch die Reihe aller Alkohole hinaufgeführt wurden, aus dem absoluten für ca. 1 Stunde in Nelkenöl. Dann werden sie in eine Mischung übertragen, die zu gleichen Teilen aus Nelkenöl und Kollodium besteht. In dieser Einbettungsmasse verbleiben die Objekte je nach der Grösse 2-3 Stunden. Nachher kommt ein Tropfen dieses Nelkenöl-Kollodiumgemisches auf ein Glasstückchen (Stück eines Objektträgers von ungefähr 3 cm. Länge und 2 cm. Breite), dem ein mit Graphit geschwärztes Fadenkreuz eingeritzt ist. Der Embryo wird in diesem Tropfen unter dem Mikroskop vorsichtig orientiert und seine Lage kann gezeichnet werden. Der auf dem Gläschen haftende, das orientierte Objekt enthaltende Nelkenöl-Kollodiumtropfen kommt zum Härten für 1 Stunde in Chloroform. Hierauf kann der Tropfen vom Gläschen abgelöst werden, auf der Unterseite hat sich das Graphitkreuz abgezeichnet. Der gehärtete, vielleicht noch etwas zugeschnittene Tropfen kommt nun für ein paar Minuten ins definitive Paraffin, um auf die Schmelztemperatur desselben gebracht zu werden. Bei der Paraffineinbettung, im Mayer'schen Papierkästchen, welcher also nur die Rolle einer Mantelbildung zukommt, werden das Fadenkreuz des Tropfens mit demjenigen des Kästchens zur Deckung gebracht. Die Objekte wurden meistens in Schnittserien zu 4 μ (hie und da auch 3 μ) zerlegt, die Schnitte aufgezogen und getrocknet. Das Paraffin wurde in Xylol aufgelöst, und die Schnitte durch die Reihe der Alkohole heruntergeführt ins destillierte Wasser. Die mit wässriger Sublimatlösung fixierten Stücke färbte ich fast ausnahmslos

für 10-30 Minuten mit Hämalaun. Als Plasmafarbstoff brauchte ich Eosin, das die in den Entodermzellen so reichlich vorhandenen Dotterkügelchen prächtig rot färbte. Für meine embryologischen Objekte bewährte sich diese gebräuchliche Farbstoffkombination vortrefflich. Embryonen, die ich anders fixiert hatte, färbte ich auch mit Eisenhämatoxylin, Safranin, aber nie mit demselben Resultat. Als Einschlussmedium für die Schnitte verwendete ich ausschliesslich Kanadabalsam.

c) DIE I. ENTWICKLUNGSSTUFE (AUSGANGSSTUFE).

Die beginnende Ektodermeinstülpung.

Mein Ziel, das die Lösung der gestellten Aufgabe ermöglichen sollte, lag darin, für jeden der angegebenen Vertreter eine embryologische Reihe aufzustellen. Ausgehend von einer ersten Embryonalstufe hatte ich Schritt für Schritt das Einwachsen oder Einstülpn des Ektoderms zu verfolgen, bis zu dem Punkte, wo Ektoderm und Entoderm kontinuierlich ineinander übergingen, um damit die Frage der Abstammung des Pharynx beantworten zu können. Auch war es mir darum zu tun, die Grenze und den Uebergang zwischen äusserem und innerem Keimblatt möglichst genau, etwa durch die Zahl der Segmente zu bestimmen. Dabei will ich so vorgehen, dass ich die embryologische Reihe jeder einzelnen Art nicht separat für sich bespreche, sondern die Stadien der untersuchten Vertreter, die in Bezug auf die Bildung des Darmtrakts gleiche, oder mindestens doch sehr ähnliche Verhältnisse zeigen, nebeneinander stelle und gemeinsam betrachte. Ich darf dies um so eher tun, als alle Spezies ontogenetisch in allen wesentlichen Punkten sich durchaus übereinstimmend verhalten. Dieses Verfahren führt zur Aufstellung von vier Entwicklungsstufen. Die I. zeigt die beginnende Einstülpung des Ektoderms. Die II. einen weiter entwickelten Zustand ohne Eröffnung einer Darmpforte. Die III. macht

uns mit den Verhältnissen direkt vor dem Durchbruch von Ektoderm und Entoderm, und mit der dann einsetzenden Histolyse bekannt. Die IV. endlich zeigt ein durchgehendes Darmrohr.

Furchungs- und Gastrulationsprozesse liess ich unberücksichtigt; als Ausgangsstufe benützte ich ein Stadium vom Habitus, wie es Textfigur 1 darstellt (*Helodrilus (Allobophora) caliginosus* Sav.). Die äussere Gestalt dieser Form ist noch

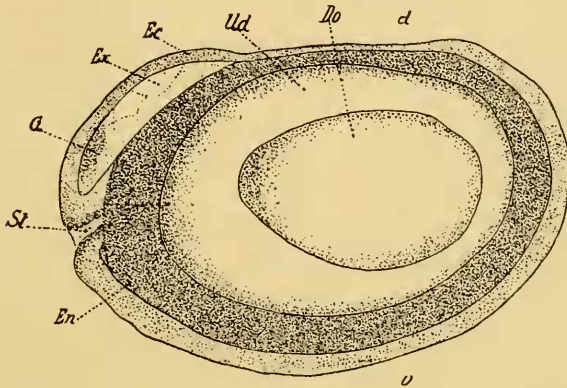


FIG. 1.

Embryo von *Helodrilus (Allobophora) caliginosus* Sav.

Länge 0,32 mm. Keine äussere Segmentierung erkennbar. Beginnende ektodermale Einstülpung. *d* = dorsal, *v* = ventral, *Do* = Dotter, *Ek* = Ektoderm, *En* = Entoderm. *Ex* = Exkretionszellen.

G = Gehirnganglion, *St* = Stomodaeum, *Ud* = Urdarm.

Oc. III, Obj. IV, Tubuslge 17 cm. (siehe auch Tafelfigur 2).

recht einfach. Der Embryo, der eine Länge von 0^{mm},32 aufweist, stellt im wesentlichen eine aus zwei Zellschichten gebildete Blase dar. Deutlich hebt sich das hellere Ektoderm vom dunklern mit Dotterkügelchen dicht angefüllten Entoderm ab. Das Gehirn und Bauchmark, ebenso das Mesoderm sind hier, wie die Schnitte zeigen werden, schon ausgebildet, treten zwar mit Ausnahme einer schwachen Andeutung des Gehirns, auf diesem Gesamtbild noch nicht in Erscheinung. Ebenso sind noch keine Coelombläschen sichtbar und dementsprechend ist auch keine äussere und innere Segmentierung zu bemerken. Tafelfigur 1, die ein Schnittbild dieses Embryos darstellt, zeigt

aber bereits die einsetzende Bildung der sekundären Leibeshöhle, da schon zwei kleine Coelomsäckchen angelegt sind. Am Vorderende tritt jedoch deutlich die ektodermale Einstülpung (Stomodaeum) zu Tage. Die Einbiegungsstellen des Ektoderms sind lippenförmig verdickt. Im Innern des Embryos ist ein kleines Klümpchen der zähflüssigen Dottermasse sichtbar, welche durch die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit auf dieses Volumen zusammenschrumpfte. Die Parallelstadien der andern untersuchten Spezies weisen prinzipiell ganz die gleichen Verhältnisse auf, und es bleibt mir erspart, in gleicher Weise darauf einzugehen.

Die medianen Sagittalschnitte dieser Ausgangsstufe von *Lumbricus terrestris*, *Helodrilus* (*Allolobophora*) *caliginosus*, letzterer herrührend vom Embryo (Textfigur 1), und *Helodrilus* (*Dendrobaena*) *rubidus*, deren Vorderende die Tafelfiguren 1, 2 und 3 darstellen, zeigen die noch nicht weit gediehene ektodermale Einstülpung (Stomodaeum). Die dünne mit spärlichen Kernen ausgerüstete Ektoderm lamelle verdickt sich, je mehr sie sich der Einbiegungsstelle nähert, und senkt sich dann bis zum Entodermepithel ein. Die Grenze zwischen dem prall mit Dotterkügelchen gefüllten innern Keimblatt und dem aus feinkörnigen Protoplasma bestehenden äussern Keimblatt ist recht deutlich zu konstatieren. Das durch diese Einwachsung gebildete, noch äusserst englumige Ektodermröhrchen ist mit feinen Cilien ausgekleidet.

Das Entoderm ist auf diesem Stadium vollständig geschlossen und zusammenhängend, ohne Oeffnung gegen die blind endigende Ektodermeinsenkung. Es setzt sich aus grossen, mehr oder weniger zylindrischen dicht mit Dotterplättchen vollgestopften Zellen zusammen, deren Grenzen deutlich zu Tage treten.

Auf der Ventralseite, direkt innerhalb des Ektoderms lässt sich bei allen drei Formen eine deutliche Kernreihe erkennen: die Anlage des Bauchmarks. Dorsal, ebenfalls unmittelbar unter dem äusseren Keimblatt, bemerken wir das sich bildende obere Schundganglion (Gehirnganglion).

Das Mesoderm, bestehend aus zahlreichen Kernen mit spärlichem Protoplasma dehnt sich sowohl ventral als dorsal vom Stomodaeum ein- bis mehrschichtig aus und zeigt bereits in allen drei Fällen die einsetzende Coelombildung und die Differenzierung in Splanchnopleura und Somatopleura. Die hier noch nicht vollständig ausgebildeten zwei Coelombläschen deuten schon die innere Segmentierung an, während von einer äussern noch nichts zu sehen ist. Bei *Helodrilus* (*Allolobophora*) *caliginosus* und *Helodrilus* (*Dendrobaena*) *rubidus* (Tafelfiguren 2 und 3) ist eine Kopfhöhle zu finden, die nach HATSCHKE (78) durch Auseinanderweichen der beiden primären Keimblätter mit nachträglichem Einwandern von Mesodermzellen aus dem Rumpf entstanden sein soll, während KLEINENBERG (79) und VEJDOVSKÝ (88-92) sie aus dem vordern Ende der Mesodermstreifen hervorgehen lassen. Nach den letzteren beiden Autoren wäre also die Kopfhöhle homolog den Coelomsäckchen. Meine Präparate geben jedoch über diese Frage keinen hinreichenden Aufschluss.

Endlich will ich noch die grossen Exkretionszellen des larvalen Exkretionsapparates erwähnen, die hinter der Kopfhöhle gelegen sind, und die VEJDOVSKÝ als umgebildete Mikromeren betrachtete.

Eine wenig ältere Entwicklungsstufe als diese drei geschilderten zeigt uns HOFFMANN (99) in seiner Tafelfigur 4. Schon bei Betrachtung dieser Anfangsstufe gehen unsere Ansichten in Bezug auf die Vorderdarmbildung zum Teil auseinander. Nach seiner Darstellung wächst das Stomodaeum zu einer langen Röhre aus, wobei ihr Lumen bedeutend verengt wird. Diese « schlanke hyaline » Röhre, wie sie der Autor nennt, mündet nun mit S-förmiger Kurve dorsal in den Urdarm. Für HOFFMANN ist also schon auf dieser Ausgangsstufe eine Kommunikation zwischen Aussenwelt und Urdarm vorhanden. Auf allen Schnitten meiner untersuchten Arten konnte ich nichts von einer solchen durchgehenden Verbindung zum Urdarm nachweisen. Die Figuren der median geführten Schnitte der I. Entwicklungsstufe und auch die nachfolgenden Längs- und

Querschnitte bis zum Moment des Durchbruches dürften dies deutlich zum Ausdruck bringen. Fast schematisch klar vollzieht sich die blind endigende Einstülpung des Ektoderms, während das Entoderm ein zusammenhängendes Epithel bildet. Ueberinstimmend mit HOFFMANN zeigen meine Präparate einzig, dass die Einstülpung die Tendenz hat, eine dorsalwärts gerichtete Ausbuchtung zu bilden (Tafelfiguren 5, 6, 8). HOFFMANN hat nun, weil solche Embryonen schon durch das Stomodaeum infolge von Schluckbewegungen Eiweissmasse aus dem Cocon in den Urdarm aufnehmen können, die Nährmaterialeinschlüsse der Entodermzellen als Eiweisstropfen bezeichnet. Meine histologisch-embryologischen Befunde, nach denen also die Annahme eines durchgehenden Darmrohres auf dieser Entwicklungsstufe nicht zulässig ist, lassen diese Bezeichnungsweise als Eiweisstropfen nicht zu. Konsequenterweise heisse ich deshalb diese Nähreinschlüsse Dotterkügelehen oder Dotterplättchen und betrachte sie als vom Eidotter herrührend. Ob durch Diffusion, oder durch irgend eine Art rein physiologischer Pharynxbildung vielleicht schon hier Eiweissflüssigkeit aus dem Cocon in das Archenteron eingedrungen ist, ist eine physiologische Frage, die ich nicht beantworten kann. Jedenfalls aber machen es meine Präparate höchst wahrscheinlich, dass auf diesem Grad der Ausbildung und auch später noch keine Andeutung einer morphologischen Verbindung zwischen Stomodaeum und Urdarm vorhanden ist, was für meine Untersuchung recht wichtig erscheint.

d) DIE II. ENTWICKLUNGSSTUFE.

*Ein weiter entwickelter Zustand ohne Eröffnung
einer Darmforte.*

Je ein Sagittalschnitt von *Lumbricus terrestris*, *Lumbricus rubellus* (herrührend von Embryonen der Textfiguren 2 und 3) und *Helodrilus (Allolobophora) caliginosus* orientieren uns

über diese II. Entwicklungsstufe. In allen Teilen ist die Differenzierung weiter gediehen. Die Form *Lumbricus terrestris* (Textfigur 2) misst 0,86^{mm}, während die Form *Lumbricus*

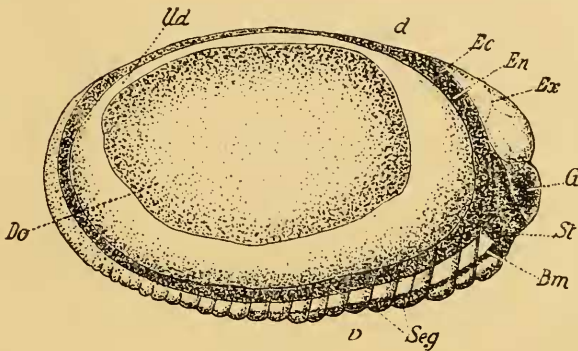


FIG. 2.

Embryo von *Lumbricus terrestris* L.

Länge 0,86 mm., 25 Segmente angedeutet; *d* = dorsal; *v* = ventral; *Bm* = Bauchmark; *Do* = Dotter; *Ek* = Ektoderm; *En* = Entoderm; *Ex* = Exkretionszelle; *G* = Gehirnganglion; *Seg* = Segment; *St* = Stomodaeum; *Ud* = Urdarm.

Oc. III., Obj. III. Tubuslge. 13 cm. (siehe auch Tafelfigur 5).

rubellus (Textfigur 3) eine Länge von 0,65^{mm} aufweist. Beide zeigen auffällig, namentlich ventral, die von vorn nach hinten fortschreitende Coelom- und Segmentbildung, während sie dorsal noch stark im Rückstand ist. *Lumbricus terrestris* zählt

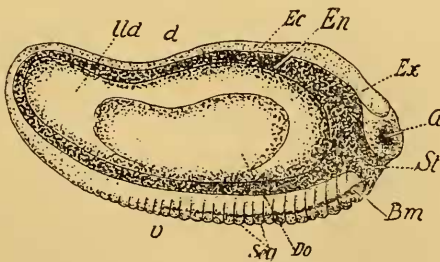


FIG. 3.

Embryo von *Lumbricus rubellus* Hoffm.

Länge 0,65 mm., 28 Segmente angedeutet; *d* = dorsal; *v* = ventral; *Bm* = Bauchmark; *Do* = Dotter; *Ek* = Ektoderm; *En* = Entoderm; *Ex* = Exkretionszelle; *G* = Gehirnganglion; *Seg* = Segment; *St* = Stomodaeum; *Ud* = Urdarm.

Oc. III., Obj. III., Tubuslge. 13 cm. (siehe auch Tafelfigur 6).

25 Segmente, *Lumbricus rubellus* schon deren 28. Die stomodaeale Einsenkung ist gegenüber dem in Textfigur 1 dargestellten Verhalten gewachsen und nimmt ihre Richtung etwas schräg dorsalwärts. Das obere Schlundganglion liegt noch deutlich in der Kopfliöhle, dorsal vom Stomodaeum. Ventral davon hebt sich stark der von vorn nach hinten immer dünner werdende solide Strang des Bauchmarks ab. Das mit Dotterelementen gefüllte Entoderm springt sofort als dunkle Schicht in die Augen. Im Innern des Urdarms liegt wieder der ziemlich stark zusammengeschrumpfte Dotter.

Die Schnittbilder (Tafelfiguren 4, 5 und 6) zeigen in der Organogenie auch bemerkenswerte Fortschritte. Das Stomodaeum hat beträchtlich zugenommen. Schon bei *Helodrilus* (*Allolobophora*) *caliginosus* (Tafelfigur 4), das von diesen 3 Stadien als das jüngste anzusprechen ist, ist das eingestülpte Ektoderm viel mächtiger im Vergleich zu demjenigen, welches die äussere Körperbegrenzung bildet. Die Kernzahl des dorsalen Stomodaeumepithels hat sich gegenüber dem ventralen stark vermehrt. Seine Zellen sind ganz eng ineinander geschachtelt, protoplasmareich und tragen Cilien. Diese Festigkeit der dorsalen Wand deutet schon auf den erwachsenen Zustand hin, wo auch in charakteristischer Weise die obere Vorderdarmschicht fester gefügt ist als die ventrale. Diese gleichen Tatsachen gelten auch für *Lumbricus terrestris* und *Lumbricus rubellus* (Tafelfiguren 5 und 6). Der Grund hiefür ist leicht einzusehen, denn bei ausgewachsenen Tieren ziehen von hier starke Muskelzüge zur Längsmuskelschicht. Das ventrale Stomodaeumepithel ist namentlich von da an, wo es parallel dem Entoderm schräg dorsalwärts verläuft, viel loser angeordnet. Die Zellen sind niedriger, protoplasmaärmer, aber auch mit Cilien behaftet.

Die Entodermzellen, die nach wie vor reich mit Dottermaterial versehen sind, haben keine wesentliche Veränderung erfahren, ausgenommen die das Ektoderm begleitenden Zellen, die eine geringe Abflachung erlitten haben.

Eine mächtige Förderung hat die Mesodermbildung und

damit auch die der Leibeshöhle erfahren. Bei *Helodrilus (Allolobophora) caliginosus* (Tafelfigur 4) ist die Kopfhöhle geräumiger geworden, beginnt sich auch schon mit Mesodermelementen, namentlich am Vorderende, zu bevölkern. In vermehrtem Masse gilt dies noch für *Lumbricus terrestris* und *Lumbricus rubellus* (Tafelfiguren 5 und 6). Bei letzterem ist überdies das Prostomium in Erscheinung getreten. Das splanchnische Blatt, das die Darmmuskulatur erzeugt, hat durch seine Zellenvermehrung schon bei allen drei Species (Tafelfiguren 4, 5 und 6) den dorsalen Muskelwulst angedeutet, der, weil in der Region der ektodermalen Einstülpung gelegen, bei ausgewachsenen Individuen dem Pharynx das charakteristische Gepräge gibt. Wir sind also bereits berechtigt, hier von einer Andeutung des ektodermalen Pharynx zu sprechen. Darauf wird später noch zurückzukommen sein. Bei *Lumbricus rubellus* (Tafelfigur 6) hat die Somatopleura das Gehirnganglion schon vollständig umfasst, so dass es nunmehr ganz im Mesoderm liegt, und nicht mehr mit dem Ektoderm in Zusammenhang steht. Diese direkte Verbindung ist noch recht auffällig bei *Helodrilus (Allolobophora) caliginosus* (Tafelfigur 4), während bei dem etwas älteren *Lumbricus terrestris* (Tafelfigur 5) die Umwachsung schon eingeleitet ist. Auf der Ventralseite liegt direkt innerhalb der Ektoderms der festgeformte Bauchmarkstrang. Die Kontinuität mit dem Ektoderm ist noch nicht durch das Hineinschieben des somatischen Blattes, welches auf der Innenseite des Bauchstranges dahinstreift, unterbrochen. Letzterer wird dann auf nächstfolgenden Stadien ebenfalls vollständig vom Mesoderm umgeben sein. Die Splanchnopleura weicht ventral von der Zone, wo ektodermale Einstülpung und Entoderm zusammenstossen, zurück, und man geht wohl nicht fehl, den auftretenden Spaltraum als Blutgefässanlage (Bauchgefäss) anzusprechen. Der Sagittalschnitt von *Helodrilus (Allolobophora) caliginosus* (Tafelfigur 4) zeigt noch eine mächtige Exkretionszelle des larvalen Exkretionsapparates mit einem grossen Kern, während *Lumbricus rubellus* (Tafelfigur 6) dorsal und

ventral bereits die Anlagen der definitiven Segmentalorgane erkennen lässt.

Auf allen diesen drei median geführten Sagittalschnitten können wir nichts bemerken von der inneren Segmentierung; dazu sind mehr lateral gelegene Schnitte, die uns die Dissepimente, also die Segmentgrenzen zeigen, zu berücksichtigen. Zieht man diese in Betracht und zugleich auch die äussere, ventral bemerkbare Gliederung, welche beiden, im Gegensatz zu später, hier noch vollständig übereinstimmen, so lässt sich folgendes bestimmen: Das Stomodaeum reicht bei *Helodrilus* (*Allotobophora*) *caliginosus* (Tafelfigur 4) bis nahezu an den

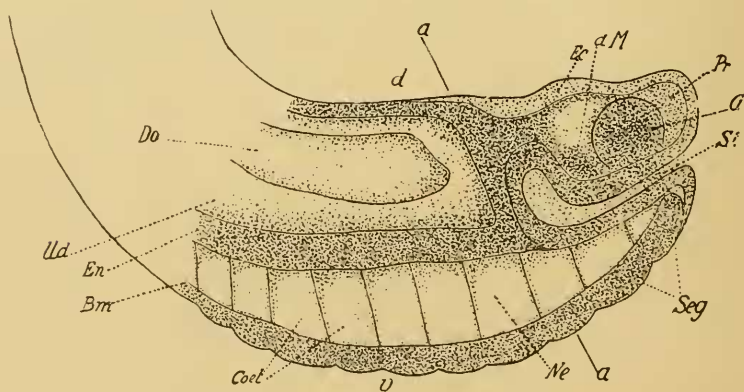


FIG. 4.

Embryo von *Helodrilus* (*Dendrobaena*) *rubidus* Sav.

Länge 2,7 mm; *d* = dorsal; *v* = ventral; *Bm* = Bauchmark; *Coel* = Coelom; *d M* = dorsaler Muskelwulst; *Do* = Dotter; *Ek* = Ektoderm; *En* = Entoderm; *G* = Gehirnganglion; *Ne* = Nephridium; *Pr* = Prostomium; *Seg* = Segment; *St* = Stomodaeum; *Ud* = Urdarm; *a-a* = Querschnittsrichtung von Tafelfigur 7.

Oc. III., Obj. III., Tubuslge. 13 cm.

Grund des ersten, bei *Lumbricus terrestris* (Tafelfigur 5) bis etwas über das erste, bei *Lumbricus rubellus* (Tafelfigur 6) bis etwa zum $2\frac{1}{2}$ ten Segment. Dass auch auf dieser zweiten Stufe noch kein Durchbruch zwischen Stomodaeum und Mitteldarm erfolgt ist, darüber gibt uns, neben den eben geschilderten Sagittalschnitten am besten ein Querschnitt von *Helodrilus* (*Dendrobaena*) *rubidus* (Tafelfigur 7) Aufschluss. Der Embryo, von dem dieser Querschnitt stammt, misst 2,7 mm und ist dar-

gestellt in Textfigur 4. Die Einsenkung des äusseren Keimblattes reicht, wie aus Textfigur 4 deutlich zu sehen ist, bis nahezu zum vierten Segment. Wo Ektoderm und Entoderm auf eine kurze Strecke parallel laufen, besteht an der dorsalen Umbiegungsstelle eine Ausbuchtung. Die Coelombildung und Segmentierung sind ventral weit gediehen; in der Leibeshöhle bemerkt man die Nephridien; der mächtige Bauchstrang und das obere Schlundganglion verbinden sich durch die Schlundkommissuren. Hinter dem Gehirnganglion, über der obern Stomodaeumwand, kommt das dorsale Muskelpolster zum Vorschein, sodass auch hier der Anlass vorliegt, die bereits weiter oben gemachte Aeusserung über den Ursprung des Pharynx zu bekräftigen. Gehen wir nun zur Betrachtung des Querschnittes über (Tafelfigur 7), so finden wir unsere früheren Angaben, die wir auf Grund von Sagittalschnitten aufstellten und welche wahrscheinlich machten, dass noch kein durchgehendes Darmrohr bestehe, bestätigt. Das ganze Darmepithel ist zusammenhängend und geschlossen, nirgends die kleinste Oeffnung, die einer Verbindung zwischen Vorderdarm und Mitteldarm gleichkäme. Im übrigen zeigt uns der Schnitt bekannte Organe. Dem Darm liegt die Splanchnopleura an, die auf der Dorsalseite sich wendet und in die Somatopleura übergeht. Letztere weist auf der Ventralseite, rechts und links der Mediane zwei Verdickungen auf, deren Funktionen mir nicht bekannt sind. Das Hautfaserblatt umgibt ebenfalls das Bauchmark und trennt dieses vom Ektoderm. Im geräumigen Coelom liegen die Nephridien, dasjenige rechts im Schnitt zweimal getroffen.

Obschon Tafelfigur 8 einen Sagittalschnitt eines merklich ältern Embryos von *Lumbricus terrestris* repräsentiert, gehört doch auch dieser noch zur II. Entwicklungsstufe, da die Differenzierung immer noch nicht bis unmittelbar vor den Durchbruch zwischen Stomodaeum und Darmepithel vorgeschritten ist. Das dorsale Stomodaeumepithel hat sich weiterhin gefestigt; auch vorn am Prostomium, das hier sehr deutlich auftritt, ist die Ektoderm lamelle verdickt, während die bauchständige Vor-

derdarmwand erheblich niedriger und schwächer gefügt ist. Beides verrät schon die ausgewachsenen Verhältnisse. Am Grund der Einstülpung, da wo Ektoderm und Entoderm ein Stück weit zusammengehen, machen sich bei ersterem bereits Anzeichen einer Lockerung bemerkbar. Die Zellen sind protoplasmaärmer geworden; drei besitzen deutlich nur noch einen Protoplasmawandbelag, mit einigen Plasmastrahlen ins Innere der Zellen. Auch das dotterhaltige Entoderm ist an dieser Stelle niedriger und weniger gedrungen geworden. Die äussere Metamerie ist an der Bauchseite gut markiert. An ihr gemessen reicht das Stomodaeum deutlich bis zwischen das III. und IV. Segment hinein. Selbstverständlich habe ich für diese Bestimmung auch die benachbarten seitwärts gelegenen Schnitte berücksichtigt, bei denen die Dissepimente zum Vorschein kamen. Das Wachstum des auch hier wieder vollständig im Gebiete des Stomodaeums gelegenen Muskelpolsters, in dem schon differenzierte Muskelzüge auftreten, hat stark zugenommen. Der Vollständigkeit halber erwähne ich noch, dass jetzt nicht nur das Cerebralganglion, sondern auch das Bauchmark vollständig vom Mesoderm eingefasst sind. Die Somatopleura hat sich nun auch zwischen Nervenstrang und Ektoderm hineingeschoben. Eine Bauchgefässanlage und dorsal ein Nephridium sind ebenfalls noch festzustellen.

e) DIE III. ENTWICKLUNGSSTUFE.

Die Verhältnisse direkt vor und während des Durchbruches von Ektoderm und Entoderm.

Die dritte Etappe in Bezug auf die Ausbildung des Darmtrakts wird erreicht bei einem Embryo, wie ihn Textfigur 5 wiedergibt. Er stammt aus einem Cocon von *Lumbricus rubellus*; seine längste Ausdehnung beträgt 2,3 mm. Die metamer gegliederten Teile der 6-7 vordersten Segmente sind vollständig entwickelt, sie umgreifen den Vorderdarm komplet. In den weiter kaudalwärts gelegenen Bezirken des Embryos beginnt das

Mesoderm von der Ventralseite, auf die es anfangs beschränkt ist, auf die Dorsalseite überzugreifen, um so das Ektoderm vom Entoderm zu trennen. Der mittlere Körperteil ist durch den Dotter etwas aufgetrieben. Die Umbiegung des Kaudalstückes nach der Rückenseite fällt sofort auf. Die Einstülpung des Vorderdarmes ist weiter einwärts gewachsen. Wie die nachfolgenden Schnittfiguren zeigen werden, ist hier die Histolyse von Ektoderm und Entoderm an der Stelle

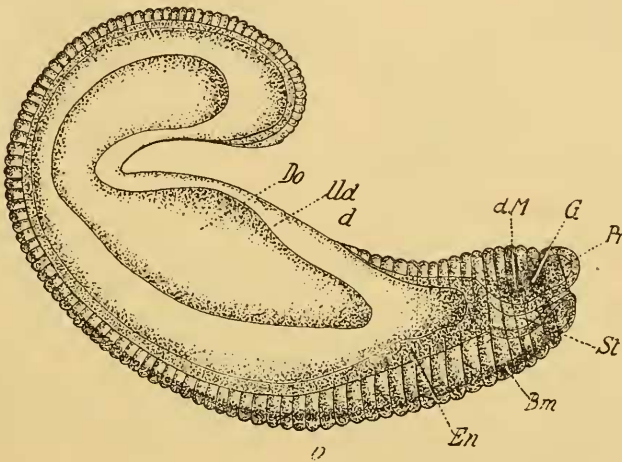


FIG. 5.

Embryo von *Lumbricus rubellus* Hoffm.

Länge 2,3 mm., za. 100 Segmente, Durchbruchstadium zwischen ektodermaler Einstülpung und Urdarm. *d* = dorsal; *v* = ventral; *Bm* = Bauchmark; *En* = Entoderm; *dM* = dorsaler Muskelwulst; *Do* = Dotter; *G* = Gehirnganglion; *Pr* = Prostomium; *St* = Stomodaeum; *Ud* = Urdarm (siehe auch Textfigur 9).

Oe. I., Obj. III., Tubuslge. 13 cm.

der Darmforte in vollem Gange. Bauchmark, Gehirnganglion und Muskelwulst in der Region des eingestülpten Vorderdarms heben sich deutlich ab. Was das Mass der stomodaealen Einsenkung anbetrifft, scheint die Textfigur 5 ein Gebiet von sechs Ringeln anzuzeigen. Dass dies jedoch nur scheinbar zutrifft, darüber können uns einzig die Schnitte hinreichende Aufklärung erteilen, da, wie später noch genauer auszuführen sein wird, im vordern Abschnitt des

Wurmkörpers sowohl bei ausgewachsenen Formen, wie auch schon auf solchen Embryonalstadien die innere und äussere Metamerie nicht übereinstimmen.

Die Tafelfigur 9, die Textfiguren 6, 7, 8 (*Lumbricus terrestris*, *Lumbricus rubellus*, *Helodrilus* (*Allolobophora*) *caliginosus* und

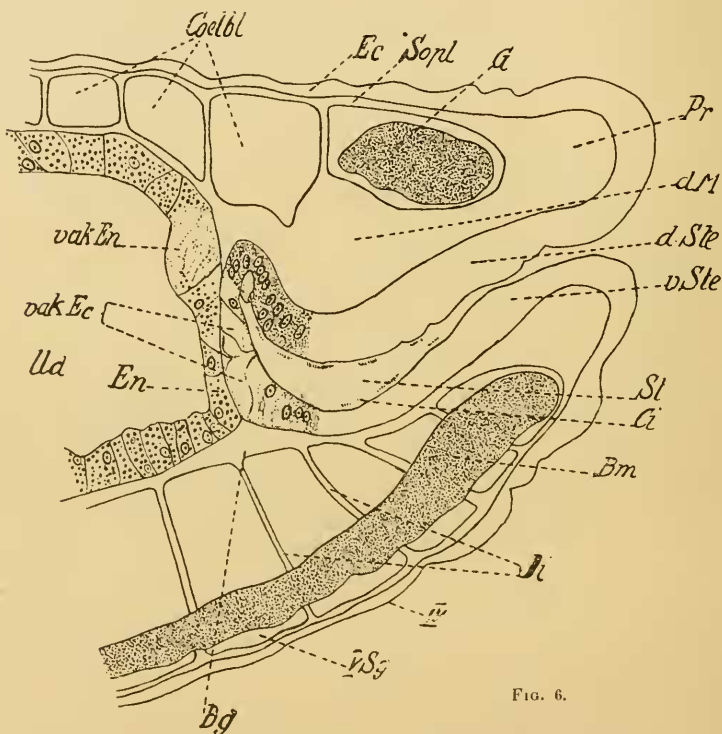


FIG. 6.

Sagittalschnitt eines Embryos von *Lumbricus rubellus*.

Ektoderm und Entoderm in Histolyse begriffen. Stomodaeale Einsenkung bis zum IV. Segment incl.; *Bg* = Bauchgefässanlage; *Bm* = Bauchmark; *Ci* = Cilien; *Coelbl* = Coelomblasen; *Di* = Dissepiment; *dM* = dorsaler Muskelwulst; *dSte* = dorsales Stomodaeumepithel; *Ec* = Ektoderm; *En* = Entoderm; *G* = Gehirnganglion = oberes Schlundganglion; *Pr* = Prostomium; *Sg* = Segment; *Sopl* = Somatopleura; *St* = Stomodaeum; *Ud* = Urdarm; *vak. Ec* = vakuolierte Ektodermzellen; *vak. En* = vakuolierte Entodermzellen; *v. Ste* = ventrales Stomodaeumepithel.

Oc. I., Obj. V., Tubuslge. 13 cm.

Helodrilus (*Dendrobaena*) *rubidus*) stellen Etappen dar, in denen die Auflösung von Ektoderm und Entoderm unmittelbar vorbereitet ist. (Bei diesen und den nächstfolgenden Figuren habe ich nur die für mich in Betracht

kommende Partie detailliert gezeichnet, die übrigen Gewebsteile aber nur konturiert und der Uebersichtlichkeit halber das Nervensystem mit einem grauen Ton kenntlich gemacht). Die Orientierung an den Schnitten macht sich leicht. Das Stomodaeum hat sich gegenüber der vorhergehenden Stufe abermals vergrößert. Noch typischer als vorher unterscheidet sich die

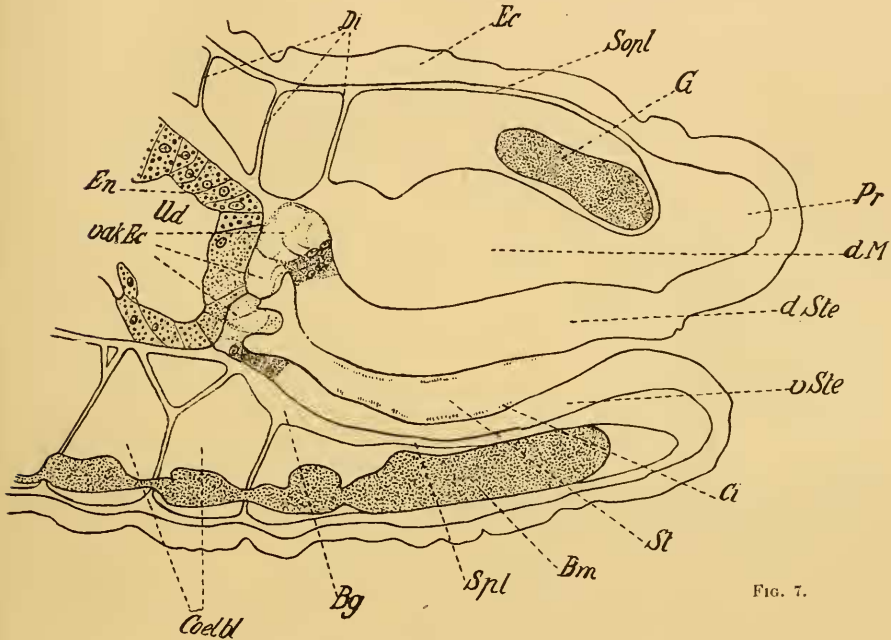


FIG. 7.

Sagittalschnitt eines Embryos von *Helodrilus (Allolobophora) caliginosus*.

Ektodermzellen vakuolisiert. Entoderm noch nicht in Auflösung begriffen.

Bg = Bauchgefäß; Bm = Bauchmark; Ci = Cilien; Coelbl = Coelomblasen; Di = Dissepiment; dM = dorsaler Muskelwulst; dSte = dorsales Stomodaeumepithel; Ec = Ektoderm; En = Entoderm; G = Gehirnganglion = oberes Schlundganglion; Pr = Prostomium; Sopl = Somatopleura; Spl = Splanchnopleura; St = Stomodaeum; vak Ec = vakuolierte Ektodermzellen; vak En = vakuolierte Entodermzellen; vSte = ventrales Stomodaeumepithel.

Oc. I; Obj. V. Tubuslänge 13 cm.

weitaus fester gewordene obere Vorderdarmwand von der ventralen. Am hintern blinden Ende zeigen die eingestülpten Stomodaeumzellen bereits eine weit vorgeschrittene Vakuolisierung, was namentlich gegenüber den Tafelfiguren 4, 5, 6, 8 der vorhergehenden Stufe klar zu Tage tritt. Bei *Lumbricus rubel-*

lus (Textfigur 6) sind zwei, bei *Helodrilus (Dendrobaena) rubidus* (Textfigur 8) und *Helodrilus (Allolobophora) caliginosus* (Textfigur 7) je drei, bei *Lumbricus terrestris* (Tafelfigur 9) fünf Zellen, die wie aufgeblasen erscheinen. Im Innern dieser Zellen treten grosse Hohlräume auf; das Protoplasma ist nur noch sehr spärlich in Form von Strahlen und Protoplasma-wandbelag vorhanden. Die Kerne fangen an, der Degeneration

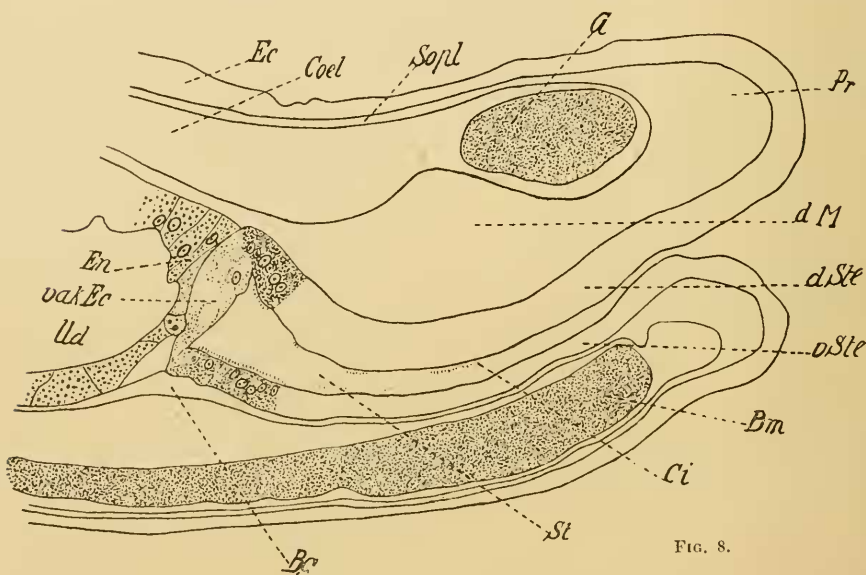


FIG. 8.

Sagittalschnitt eines Embryos von *Helodrilus (Dendrobaena) rubidus*.

Zeigt ähnliche Verhältnisse wie Textfigur 7.

Bg = Bauchgefäss; Bm = Bauchmark; Ci = Cilien; Coel = Coelom; dM = dorsaler Muskelwulst; dSte = dorsales Stomodaeumepithel; Ec = Ektoderm; En = Entoderm; G = Gehirnganglion = oberes Schlundganglion; Pr = Prostomium; Sopl = Somatopleura; Spt = Splanchnopleura; St = Stomodaeum; Ud = Urdarm; vak. Ec = vakuolisierte Ektodermzellen; v. Ste = ventrales Stomodaeumepithel.

Oc. I., Obj. V., Tubuslge. 13 cm.

anheimzufallen. Auch das längs des Ektoderms verlaufende Entoderm hat Veränderungen erfahren. Die Dottereinschlüsse scheinen zum grössten Teil aufgelöst, das Protoplasma fängt an zu schwinden. Den beginnenden Gewebszerfall im inneren Keimblatt zeigt Tafelfigur 9 u. Textfigur 6, wo die Vakuolenbildung ihren Anfang nimmt, während bei den Stadien der Text-

figuren 7 und 8 dieser Prozess noch nicht eingeleitet ist. Der dorsale Muskelwulst, das Hauptcharakteristikum in der Zone des Vorderdarmes hat ebenfalls an Ausdehnung zugenommen.

Zur Beantwortung der Frage, über wie viele Segmente sich der ektodermale Anteil des Vorderdarmes erstreckt, scheint

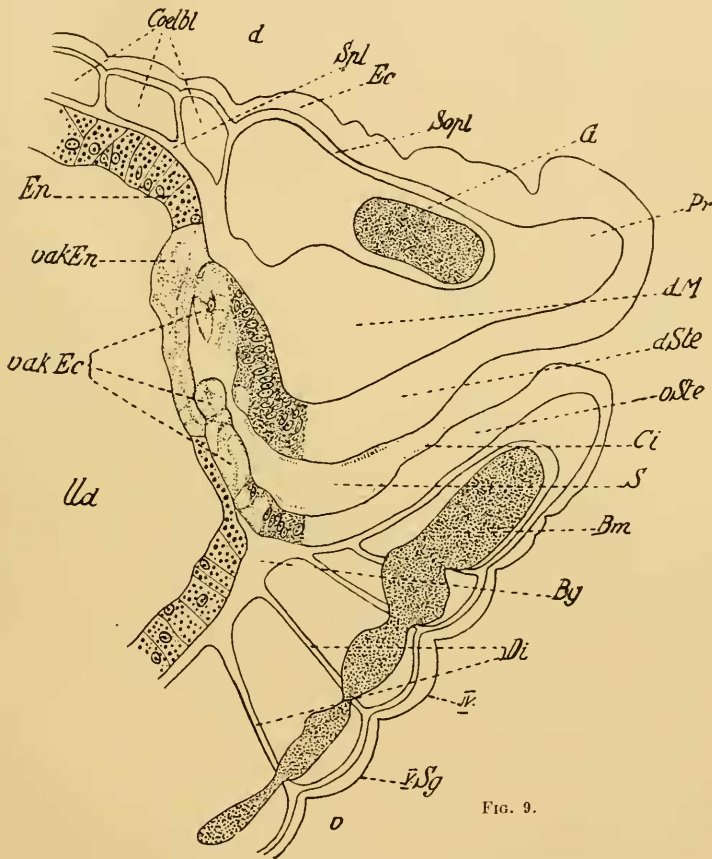


FIG. 9.

Sagittalschnitt eines Embryos von *Lumbricus rubellus*.

Ektoderm durchbrochen; Entoderm noch zusammenhängend.

Bg = Bauchgefäß; Bm = Bauchmark; Ci = Cilien; Coelbl = Coelomblasen; d = dorsal; Di = Dissepiment; dM = dorsaler Muskelwulst; dSte = dorsales Stomodaeumepithel; Ec = Ektoderm; En = Entoderm; G = Gehirnganglion = oberes Schlundganglion; Pr = Prostomium; Sg = Segment; Sopl = Somatopleura; Spl = Splanchnopleura; St = Stomodaeum; Ud = Urdarm; v = ventral; vakEc = vakuolisierte Ektodermzellen; vakEn = vakuolisierte Entodermzellen; vSte = ventrales Stomodaeumepithel.

Öc. I., Obj. V., Tubuslge. 13 cm. (Siehe auch Textfigur 5.)

Textfigur 6 recht geeignet zu sein. Die Dissepimente, deren Verlauf hier ventral gut zu verfolgen ist, gestatten zwanglos, diese Einstülpung als vier Segmente umfassend zu bezeichnen.

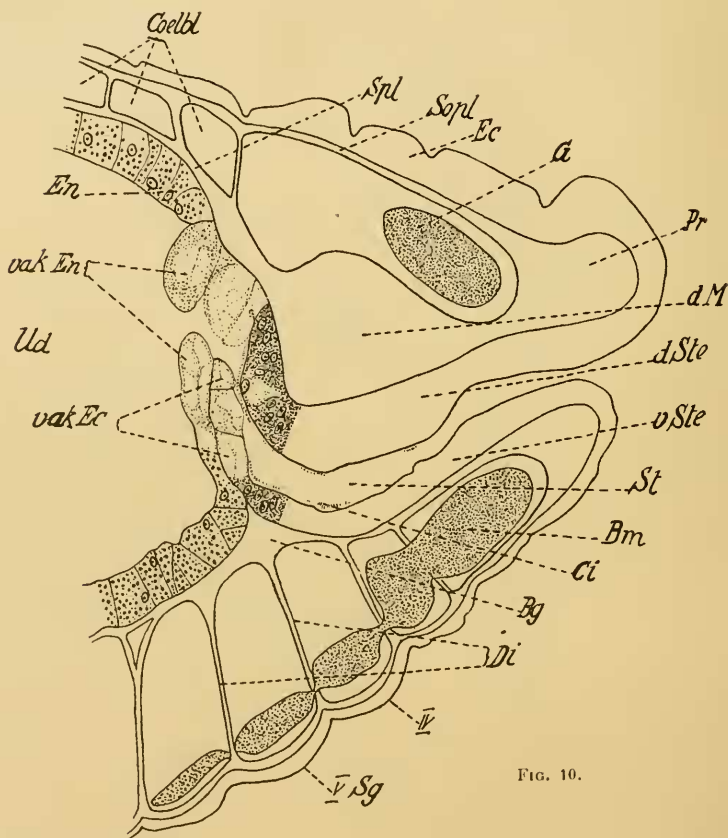


FIG. 10.

Sagittalschnitt eines Embryos von *Lumbricus rubellus*.

Im Ektoderm und Entoderm eine Öffnung; durchgehende Darmin Verbindung.

Bg = Bauchgefäß; Bm = Bauchmark; Ci = Cilien; Coelbl = Coelomblase; Di = Dissepiment; dM = dorsaler Muskelwulst; d. Ste = dorsales Stomodaeumepithel; Ec = Ektoderm; En = Entoderm; G = Gehirnganglion = oberes Schlundganglion; Pr = Prostomium; Sg = Segment; Sopl = Somatopleura; Spl = Splanchnopleura; St = Stomodaeum; Uld = Urdarm; vak. Ec. = vakuolisierte Ektodermzellen; vak. En. = vakuolisierte Entodermzellen; v. Ste = ventrales Stomodaeumepithel.

Oc. l., Obj. V., Tubuslge. 13 cm.

Unter Zuziehung von benachbarten Sagittalschnitten konnte für *Lumbricus terrestris* (Tafelfigur 9) und *Helodrilus* (*Allolob-*

phora caliginosus (Textfigur 7) das gleiche Ergebnis konstatiert werden.

In der Folge weist nun, wie zu erwarten ist, das Ektoderm, das ja, wie wir vorher gesehen haben, im Prozesse der Histolyse weiter vorgeschritten ist als das Entoderm, eine Kontinuitätsunterbrechung auf. Beidrei Embryonen (Tafelfiguren 10, 11, Textfigur 9), konnte ich diesen Zustand festhalten. Das Entoderm, trotzdem seine Vakuolisierung beträchtlich weitergegangen ist, bildet noch ein zusammenhängendes Ganzes. Im Spaltraum, der im Ektoderm aufgetreten ist, ist somit ein Anfang gegeben zur Bildung des durchgehenden Darmrohres. Der Ort, wo im Ektoderm sich zuerst diese Unterbrechung bemerkbar macht, ist verschieden und scheint, nach meinen Präparaten zu schliessen, von keiner Bedeutung. Bald erfolgt sie in der Mitte (Tafelfigur 10 und 11), bald auch dorsal (Textfiguren 9, 10 und 11).

Auch diese Stadien, dargestellt in den Tafelfiguren 10, 11, Textfigur 9 am klarsten (Sagittalschnitt des Embryo, Textfigur 5), lassen die Ueberzeugung aufkommen, dass eine auf vier Segmente sich erstreckende Einstülpung höchst wahrscheinlich festzustellen ist.

Meine Ergebnisse an Lumbricidenvertretern können also ohne Zwang mit den ursprünglichen Angaben VEJDVSKÝ's in seiner Morphologie der Oligochaeten, ebenso mit den Aussagen BEDDARD's über *Acanthodrilus multiporus*, welche beide zur Aufstellung einer vier Segmente zählenden ektodermalen Einstülpung gelangt sind, in Einklang gebracht werden. Eine kleine Differenz ergibt sich einzig hinsichtlich der Feststellung WILSON's, der, wie schon einleitend bemerkt, als Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm das Ende des fünften Segmentes angibt. Leider stösst eine Vergleichung meiner Befunde mit denen WILSON's auf Schwierigkeiten, da in seinen Figuren die Segmentgrenzen nicht deutlich zum Ausdruck kommen. HOFFMANN endlich hat sich über diesen Punkt nicht ausgesprochen. Diese Zustände leiten unmittelbar zum letzten in Betracht zu ziehenden Ausbildungsgrad über.

f) DIE IV. ENTWICKLUNGSSTUFE.

Das durchgehende Darmrohr.

Dem Durchbruch des Ektoderms folgt nun derjenige des Entoderms auf dem Fusse, sodass die Kommunikation zwischen Vorderdarm und Mitteldarm eine vollendete Tatsache ist. (Textfigur 10 *Lumbricus rubellus* und Textfigur 11, *Helodrilus (Dendrobaena)*

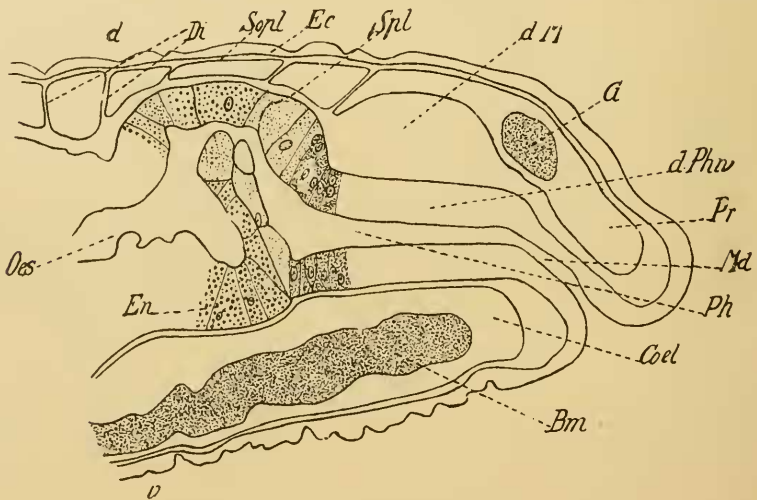


FIG. 11.

Sagittalschnitt eines Embryos von *Helodrilus (Dendrobaena) rubidus*.

Durchbruchstadium.

Bm = Bauchmark; Coel = Coelom; d = dorsal; Di = Dissepiment; dM = dorsaler Muskelwulst; Ec = Ektoderm; En = Entoderm; G = Gehirnganglion = oberes Schlundganglion; Md = Mund; Oes = Oesophagus; Ph = Pharynx; Pr = Prostomium; Sopl = Somatopleura; Spl = Splanchnopleura; v = ventral.

rubidus). Bei diesen beiden Embryonen ist das Auseinanderweichen der sich auflösenden Zellen dorsal erfolgt. Schritt für Schritt degenerieren nun die vakuolisierten Ektoderm- und Entodermzellen, die bisher den Vorder- vom Hinterdarm trennten und verschwinden bis an die Basis ihrer Epithelien.

Wie auf den Stadien der III. Entwicklungsstufe, hat auch hier, wie übrigens vorauszusehen war, die ektodermale Einstülpung beim IV. Segment inklusive ein Ende erreicht. Am deutlichsten zeigt dies Textfigur 10.

Schliesslich gelangen wir zu einem Endzustand, wie ihn Textfigur 11 andeutungsweise, Textfigur 12 endgültig dar-

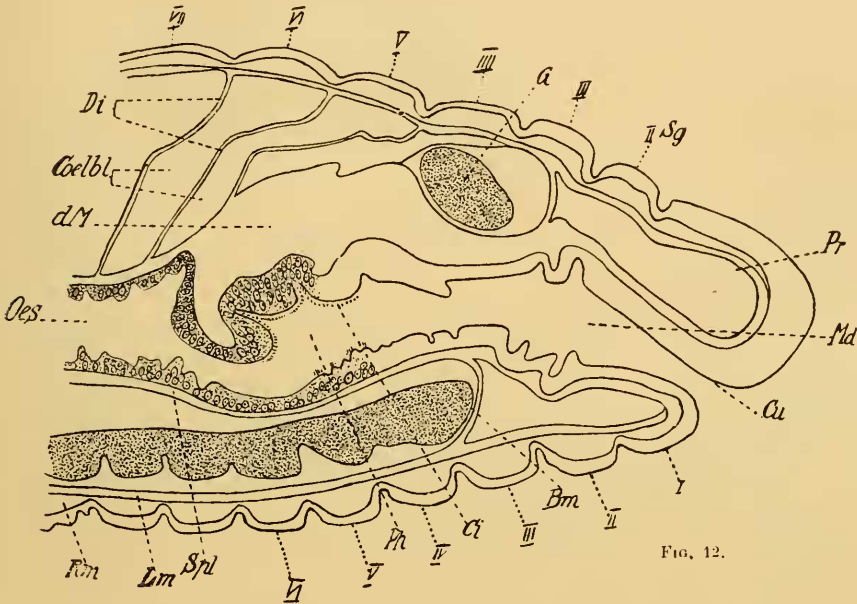


FIG. 12.

Sagittalschnitt eines Embryo von *Lumbricus terrestris*.

Differenzierung des Stomadaeums in Mundhöhle (Stoma) und eigentlichen Pharynx. 6 äussere Ringel = 4 wahre Segmente. Bm = Bauchmark; Ci = Cilien; Coelbl = Coelomblasen; Cu = Cutikula; Di = Dissepiment; dM = dorsaler Muskelwulst; G = Gehirnganglion = oberes Schlundganglion; Lm = Längsmuskulatur; Md = Mund; Oes = Oesophagus; Ph = Pharynx; Pr = Proostomium; Rm = Ringmuskulatur; Sg = Segment; Spl = Splanchnopleura.

(Siehe auch Textfigur 13.) Oc. III., Obj. V., Tubuslge. 17.

stellt; denn im ersten Fall macht uns das Bild mit der erst einsetzenden Zusammenziehung des direkt hinter der Durchbruchstelle gelegenen Entoderms zum englumigen Oesophagus bekannt, während das zweite uns die definitiven, erwachsenen Verhältnisse zeigt.

Der Embryo *Lumbricus terrestris*, von welchem Textfigur 12 einen Sagittalschnitt repräsentiert, ist in Textfigur 13 gezeichnet

und hat eine Länge von ca. 6^{mm}. Die Aehnlichkeit mit der ausgewachsenen Form kommt durch die Ausbildung des Mesoderms um den Darmkanal in der gesamten Länge des Embryos zustande. Die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm hat sich schon vor geraumer Zeit vollzogen. Bauchmark, Cere-

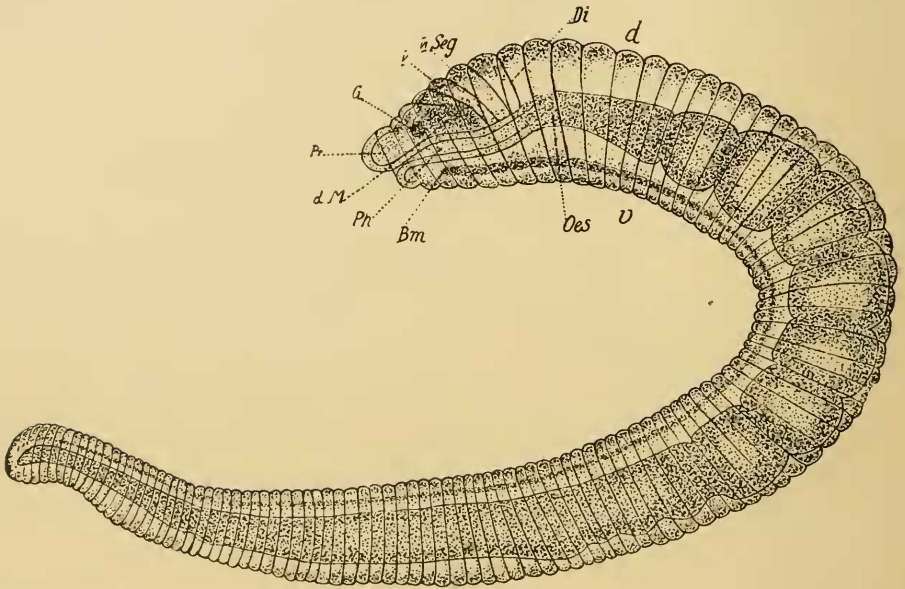


FIG. 13

Embryo von *Lumbricus terrestris* L.

Länge 6 mm., za. 110 Segmente. Stadium nach dem Durchbruch zwischen ektodermalem Vorder- und entodermalem Mitteldarm. *d* = dorsal; *v* = ventral; *Bm* = Bauchmark, *Di* = Dissepiment; *dM* = dorsaler Muskelwulst, *G* = Gehirnganglion; *Oes* = Oesophagus; *Ph* = Pharynx; *Pr* = Prostomium; *Seg* = Segment.

(Siehe auch Textfigur 12) Oc. I., Obj. II., Tubuslg. 13 cm.

bralganglion und dorsaler Muskelwulst am Vorderdarm sind deutlich zu bemerken.

Morphologisch-histologisch scheint bei Textfigur 12, selbstverständlich auch bei ältern Embryonen und bei ausgewachsenen Formen, die genaue Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm nicht mehr zu konstatieren sein, weil das starke dorsale Vorderdarmepithel nicht plötzlich, sondern ganz allmählich in das entodermale Oesophagusepithel übergeht. Ven-

tral ist nicht einmal ein allmählicher Uebergang der beiden Keimblätter zu bemerken, sondern das morphologisch-histologisch gleiche Verhalten aller dieser bauchständigen Zellen lässt nicht zu, auch nur annäherungsweise eine Grenze zu ziehen. Auf die Ausbildung der Cilien allein abzustellen, die nicht nur im ausgewachsenen Pharynx (und hier auch bloss stellenweise), sondern auch in den weiter hinten gelegenen Darmabschnitten vorkommen, wäre zu gewagt. Die Lösung der Frage, wo inneres und äusseres Keimblatt zusammenstossen, könnte also bei ältern Stadien als solchen zur Zeit des Durchbruchs, die nichts mehr von einer Histolyse bemerken lassen, nicht einmal approximativ erreicht werden. Nun aber wollen wir uns erinnern, dass uns im Laufe der Untersuchungen ein Mittel in die Hand gekommen ist, das als sicherer gelten kann, nämlich die Bestimmung der Grösse der Einstülpung durch die Segmentzahl. Schon anlässlich der Besprechung der III. Entwicklungsstufe, insbesondere der Tafelfigur 11, der Textfiguren 6 u. 9 haben wir betont, dass die stomodaeale Einsenkung sich über vier Segmente ausdehne. Auch zur Zeit der Auflösung von Ektoderm und Entoderm beträgt sie ebenfalls vier Segmente (Textfigur 10), und wir dürfen nun wohl die berechtigte Annahme machen, dass um diese Zeit, wo das vordere Wurmende bereits seine definitive Organisation erlangt hat, sich hier keine Dissepimente mehr einschieben und die Zahl 4 konstant bleibt. Deshalb ist es uns möglich, auch für die Stadien wie Textfigur 12 sie darstellt und auch für ältere, die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm anzugeben, indem wir sie nicht histologisch, sondern topographisch durch die Zahl der Segmente bestimmen¹.

Wenden wir uns nochmals kurz den Textfiguren 10 und 11 zu, so erkennen wir, dass auch hier der Muskelwulst am Pharynx, der schon auf der zweiten Entwicklungsstufe in Erscheinung getreten ist, und sich seither sukzessive mit dem Stomodaeum fortentwickelt hat, ganz in der Region des letztern liegt.

Schon auf diesen Stadien, wie aber auch bei den spätern ausgewachsenen, gibt er dem ektodermalen, eingestülpten Vorderdarm das morphologische Gepräge und hat diesem den Namen Pharynx eingetragen. Meine Feststellungen an Lumbriciden können also die Anschauungen über den ektodermalen Ursprung des Pharynx dieser Familie voll und ganz bestätigen, und sind vielleicht geeignet, einen Beitrag zu liefern zur allgemeinen Abklärung der Abstammungsfrage des Oligochaetenpharynx überhaupt.

Weiter will ich nicht unerwähnt lassen, das Tafelfigur 18 die künftige Trennung des ektodermalen Vorderdarmabschnittes in eigentlichen Pharynx und Mundhöhle anzeigt. Letztere zur Hauptsache unter dem nun vollständig ausgebildeten Prostomium gelegen, reicht bis in die Gegend der Schlundkommissuren. Hier verengt sich das Lumen des Darmrohrs etwas, und es folgt dann der eigentliche Pharynx. Endlich ist in dieser Figur der Anfang der verzweigten Faltung der dorsalen Pharynxwand ersichtlich.

Ueber die Vergleichung meiner Hauptresultate mit denjenigen der in der Literaturbesprechung erwähnten Autoren, habe ich mich zum Teil wenigstens weiter oben, im Anschluss an die Schilderung der III. Embryonalstufe, ausgesprochen. Ich habe damals gesagt, dass VEJDOVSKÝ in seiner *Morphologie der Oligochaeten*, sowie BEDDARD bei *Acanthodrilus multiporus* zur Annahme eines ektodermalen, über 4 Segmente sich erstreckenden Pharynx gekommen sind. WILSON lässt das Stomadaeum sich über 5 Segmente ausdehnen. Ich habe aber ebenfalls erwähnt, dass meine Befunde nicht ohne weiteres mit seinen Ergebnissen verglichen werden können, da

¹ Bei der Gattung *Lumbricus* reichen die beiden nach hinten gerichteten, den Kopflappen (Prostomium) begrenzenden Furchen durch das ganze I Segment hindurch bis an den Anfang des II. (Kopf tanylobisch). Deshalb konnte hier (Textfigur 12) bei einem gut median gelegenen Sagittalschnitt dorsal das I. Segment nicht abgegrenzt dargestellt werden. In mehr lateral gelegenen Schnitten wurde dann natürlich die vordere Grenze des I. Segmentes auch getroffen.

er in seiner etwas schematisierten embryologischen Reihe (Figuren 79-82) die zur Vergleichung notwendigen Segmente nicht andeutet und nicht genauer auf die Histolyse von Ektoderm und Entoderm eintritt. Ueberdies stammen alle seine diesbezüglichen Bilder von *Allolobophora foetida* (*Eisenia foetida*), die meines Erachtens sich am wenigsten für solche Untersuchungen eignet. Es bleibt mir deshalb noch übrig, mich mit den neuern Angaben VEJDOVSKÝS (Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen 88-92) und denjenigen HOFFMANN'S (1900) zu beschäftigen. VEJDOVSKÝ hat nun bekanntlich seine frühere Ansicht vom Jahre 1884 geändert, und er leitet nun den Pharynx von *Rhynchelmis* von Entodermzellen ab. Ob vielleicht der Autor zur Entscheidung dieser Frage nicht zu alte Embryonen gewählt hat? Denn wenn er sagt, «die stomodaeale Epiblasteinstülpung gehe in das gleich gestaltete Epithel über, welches bereits in der Region der Hypoblastkugeln sich erstreckt», liegt diese Vermutung nahe, da auch bei meiner Tafelfigur 18 dieser gleichmässige Uebergang zu konstatieren ist, wo doch nichts mehr an den frühern Zustand der Histolyse erinnert. Weitere Nachprüfungen scheinen mir hier erforderlich. Sollten aber seine Ansichten zu recht bestehen, dann besteht in der Oligochaetengruppe ein Gegensatz in der Embryonalentwicklung des Pharynx.

Noch ein Wort zur Arbeit HOFFMANN'S. Trotzdem unsere Endresultate betreffend den Ursprung des Pharynx gleichlautend sind, haben wir die Lösung der Abstammungsfragen nicht auf gleichem Wege gefunden. Wie ich schon kurz eingangs erwähnte, hat dieser Autor auf «4 hyaline plasmatische» Zellen abgestellt, die vor den andern Darmzellen scharf hervortreten, und eben die Grenze angeben sollten, wo Ektoderm und Entoderm ineinander übergehen. Allein von seiner Tafelfigur 4, die ungefähr dem Entwicklungsgrad der Formen meiner Ausgangsstufe gleichkommt, fehlen ihm alle Uebergangsstadien bis zu seiner Figur (Text) 1, die ca. die gleiche Höhe der Ausbildung erreicht hat, wie meine Embryonen, deren

Schnitte auf Textfiguren 10 und 11 dargestellt sind. HOFFMANN fehlten somit, wie mir scheint, vor allem die Objekte, die die Verhältnisse direkt vor und während des Durchbruches zeigten. Es drängt sich einem deshalb unwillkürlich der Gedanke auf, dass seine geschilderten 4 hyalinen Zellen wohl Ueberreste solcher vakuolisierter Ektoderm- und Entodermzellen darstellen.

g). *Auskleidung des Stomodaeums mit Cilien und Cuticula.*

Von mehreren Forschern wird die durchaus zutreffende Behauptung aufgestellt, dass in der ausgewachsenen Pharynxhöhle der verschiedensten Regenwurmarten ein Wimperepithel vorkomme.

CLAPARÈDE (1869) glaubte zwar zunächst noch eine streifige Cuticula zu finden, unter der dann das Epithel folge.

In der *Morphologie der Oligochaeten* (1884) von VEJDOVSKÝ heisst es: « Die vertikalen Längsschnitte durch den Pharynx zeigen, dass dessen innere wimpernde Epithelschicht verschiedene Faltungen und Aussackungen bildet, welche vornehmlich bei den Lumbriculiden, Lumbriciden und Criodrilus vorkommen. » Zwar schreibt er dann weiter unten: « Die innere Epithelschicht des Pharynx ist etwas höher als die der Mundhöhle und besteht aus schönen, kubischen (*Nais*) oder zylindrischen Zellen (*Tubifex*, *Criodrilus*, *Dendrobaena*, *Lumbricus*), die nach innen eine schwache Cuticulalage absondern. »

BENHAM (1891) stellte in der Beschreibung einer tropischen Regenwurmform, *Eminia aequatorialis*, eine dorsale Pharynxtasche fest, deren hohes Epithel Cilien trägt. Ganz ähnliche Bemerkungen macht er über andere Gattungen: *Allolobophora*, *Criodrilus*, *Allurus*. In einer späteren Abhandlung BENHAMS (1892) vernehmen wir eine entsprechende Schilderung über zwei Regenwürmer aus Neu-Seeland.

ROSA (1893) berichtet bei der Besprechung des Lumbricidenpharynx auch von einer dorsalen Tasche, deren Wand mit Cilien ausgerüstet ist.

BEDDARD (1895) schreibt in der *Monographie der Oligochaeten*: « The lumen is folded and ciliated in the lower Oligochaeta and dorsally as BENHAM has lately pointed out in the earthworms, at least in many earthworms. »

HESCHELER (1898) ergänzte die Beobachtungen dieser Forscher, « indem Cilien nicht nur an der dorsalen Wandung, sondern auch an andern Stellen, so auch am Boden der Höhle sich finden, nur sind sie hier nicht auf längere Strecken, sondern bloss stellenweise vorhanden. »

In neuerer Zeit schreibt Lidia DEQUAL (1909) über diesen Punkt folgendes: « L'epitelio non ha cuticola evidente, ma invece é provvisto di ciglia vibratili aventi un moto vivacissimo. Ma un epitelio cigliato così costituito non si trova a rivestire soltanto la borsa dorsale, bensì esiste un anello dato anch'esso è stretto e posteriore alla borsa, mentre nella parte ventrale si estende anteriormente, comprendendo tutto il sopradDETTO rilievo a V, e dando luogo ad una larga zona cigliata ventrale. »

Wera POLOWZOW (1904) teilt über das Epithel der ventralen Pharynxwand von *Lumbricus* mit: « An der ventralen Seite sehen wir das enge Pharynxlumen mit cylindrischem Epithel, welches bei jüngern Individuen Inseln von Flimmerepithel aufweist, ausgekleidet ». Das Epithel des dorsalen Divertikels besteht nach ihren Beobachtungen aus ausserordentlich hohen, schlanken, cylindrischen Zellen, welche an ihrer Oberfläche einen dichten Flimmerbesatz tragen.

Auch Lore MEYER (1913) beschreibt « ein schlankes Cylinderepithel, das einen dichten Flimmerbesatz trägt. Die Cilien des Epithels der Muskelwulstseite sind länger und schöner ausgebildet als die der ventralen Pharynxseite. »

Die Angaben HESCHELERS, dass also nicht nur eine Bewimperung in der dorsalen Pharynxtasche, sondern auch am ventralen Epithel vorkomme, erfahren durch Lidia DEQUAL, Wera POLOWZOW und Lore MEYER eine Bestätigung. Auch meine Präparate ausgewachsener Lumbricidenvertreter zeigen sowohl im dorsalen Pharynxdivertikel als auch im ventralen Schlundepithel (hier auch nur stellenweise) einen Flimmerbesatz. Viel-

leicht steht das Auftreten der Bewimperung mit den in diesem Gebiete liegenden Ausmündungsstellen der Pharynxspeicheldrüsen in Zusammenhang, indem die Cilien bei der Ausmündung des Sekretes irgend eine Funktion zu übernehmen haben.

Die Mundhöhle unterscheidet HESCHELER durch den Besitz einer echten Cuticula vom Pharynx, der an denjenigen Stellen, wo die Bewimperung fehlt, nie eine Ausscheidung zeigt, welche einer echten Cuticula vollständig gleich käme. Diese Tatsachen konstatierte HESCHELER sowohl am regenerierten als auch am normalen Kopfe.

Lidia DEQUAL macht in der Charakterisierung der Cuticula der Mundhöhle und derjenigen des Pharynx keinen Unterschied.

Diesen histologisch recht schwierigen darstellbaren Verhältnissen möchte ich, soweit es meine Befunde erlauben, auch vom embryologischen Standpunkte aus einen Beitrag hinzufügen, da in der Literatur über diesen Gegenstand in diesem Zusammenhang nichts bekannt ist.

Auf allen Stadien der I. Entwicklungsstufe (Ausgangsstufe Tafelfiguren 1-3) tritt eine gleichmässige, sich über das ganze Stomodaeum erstreckende Bewimperung auf. Die äusserst feinen Cilien stehen dicht gedrängt nebeneinander. Auch WILSON und HOFFMANN haben einen solchen starken Cilienbesatz beobachtet. Die II. Entwicklungsstufe (Tafelfiguren 4-8) führt über diesen Punkt zu keinem neuen Resultat, ausgenommen beim Embryo (Tafelfigur 8), wo eine Rückbildung der Wimpern von aussen nach innen Platz zu greifen scheint. Während am proximalen Ende der stomodaealen Einstülpung (also am Teil des spätern Pharynx) noch eine kontinuierliche Bewimperung vorhanden ist, die allerdings stellenweise nicht mehr so regelmässig in Erscheinung tritt, so ist in der Zone der zukünftigen Mundhöhle von einem Flimmersaum nichts mehr zu sehen. Bei den Präparaten, die den Durchbruch zwischen Ektoderm und Entoderm veranschaulichen (III. Entwicklungsstufe) findet man nun neben der cilienlosen Mundpartie auch am Pharynx nur noch eine auf einzelne Stellen sich beschränkende Bewimperung. Ihre Auflösung scheint sich dadurch

zu dokumentieren, dass die gleichmässige Anordnung verloren geht. Einzelne Gruppen von Cilien verlieren ihren Kontakt mit dem darunter liegenden Epithel (Tafelfiguren 9-11 und Textfiguren 6-10). Bei Stadien wie sie die Textfigur 11 (IV. Entwicklungsstufe) darstellt, ist endlich im ganzen Stomodaeum dieser sog. « embryonale Cilienbesatz » verschwunden. Textfigur 12, trotzdem sie einen Schnitt eines älteren Embryos zur Darstellung bringt als Textfigur 11, zeigt uns wieder aufs neue eine Bewimperung im dorsalen Pharynxepithel, das eben im Begriffe ist, den Divertikel zu bilden. Es macht den Eindruck, als ob viele dieser Epithelzellen sich zu echten Flimmerzellen umwandeln und nun dieses definitive Cilienkleid hervorbringen. Gleichzeitig beginnt sich auch am Boden des Pharynx die Wimperbildung an einzelnen Stellen auszuprägen. Die definitiven Cilien sind von Anfang an grösser als die « embryonalen ».

Die bereits schwach abgesonderte Cuticula der Epidermis lässt sich bis in die Mundhöhle hinein verfolgen, in die Region der Schlundkommissuren. Im ventralen Pharynxepithel (da wo die definitive Cilienbildung nicht einsetzt), konnte ich auf ungefähr gleichen Stadien wie Textfigur 12 sie repräsentiert, die Anwesenheit der Cuticula noch nicht einwandfrei feststellen. Aus meinen Beobachtungen scheint als das Wichtigste hervorzugehen, dass das « embryonale Cilienkleid » nur ephemer auftritt, dann zurückgebildet wird und nicht etwa an der Bildung der Cuticula beteiligt ist. Die definitive Bewimperung in der Pharynxhöhle ist eine Neubildung.

h) *Die Verschiebung in der äussern und innern Segmentierung des Vorderendes.*

Bei der Besprechung von Textfigur 5 habe ich darauf hingewiesen, dass im vordern Abschnitt des Wurmkörpers sich die innere und äussere metamere Gliederung gegeneinander zu verschieben beginnen. Man gewinnt den Eindruck, dass durch die starke Ausdehnung der Pharynxmuskulatur die Dissepimente, die die einzelnen Segmente von

einander trennen, nach rückwärts verschoben werden. Die Verhältnisse, wie wir sie in Textfigur 13 antreffen, scheinen dieser Ansicht recht zu geben. Man sieht hier auf der Oberseite des Vorderdarmes, dass das Dissepiment des III./IV. Segmentes dorsal vom Muskelwulst kaudalwärts streicht und sich in ihm verliert. Das IV./V. Dissepiment zeigt ebenfalls die Ausbuchtung nach rückwärts, es bezeichnet laut unseren embryologischen Befunden die Grenze des ektodermalen Pharynx und reicht bis zum VI. äussern Ringel. Das V./VI., VI./VII. und VII./VIII. Dissepiment sind auch noch um ein wenig nach hinten verschoben, und erst vom VIII. Metamer an entspricht der äussern auch die innere Gliederung. Bei ganz ausgewachsenen Formen, bei denen sich zu dem Muskelwulst mit seinen Nervensträngen und Blutgefässen noch mächtige Schlundspeicheldrüsen gesellen, deren Ausführungsgänge in den Pharynx münden, kommt man zu gleichen Ergebnissen. Misst man also die Länge des Pharynx an den äussern Grenzender Somiten, so kommt man zum Schluss, dass der Pharynx inclusive Mundhöhle nicht 4, sondern 6 äussere Segmente umfasst. Bei Textfigur 9 (Schnitt vom Embryo Textfigur 5) und 10 kommt die nach rückwärts gerichtete Biegung der Dissepimente namentlich ventral, bei Textfigur 11 und 12 (Schnitt von Embryo Textfigur 13) dorsal zur Geltung und der Verlauf der Dissepimente bestätigt durchaus die eben gemachten Ausführungen. Wenn deshalb über die Topographie des Pharynx in der Literatur angegeben wird, derselbe reiche bis zum Ende des 6. Segmentes, so sollte diese Feststellung meiner Ansicht nach so interpretiert werden, dass hiefür die äussere Ringelung massgebend war und nicht der durch ontogenetische Befunde festgestellte Bereich von 4 innern Segmenten.

Obschon nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehörend, will ich ganz kurz, soweit es meine embryologische Reihe erlaubt, die Zurückverlagerung des Nervensystems in das III. Segment berühren. Wie die Bilder der I. und II. Entwicklungsstufe dartun, treten Gehirnganglion und Bauchmark am Vorderende

der Embryonalanlage, dorsal und ventral vom Stomodaeum, auf. Wenn nun das Stomodaeum nach hinten wächst, verlagern sich auch die nervösen Zentren. Bei Textfigur 9 und 10 liegt das Gehirnganglion im I. und II., der Anfang des Bauchmarks im I. Segment, bei Textfigur 11, das Gehirnganglion sowie das Vorderende des Bauchstranges schon im II. Die definitive Lage ist erreicht in Textfigur 12, wo sowohl Cerebralganglion wie auch das Anfangsstück des Bauchmarks im III. Segmente liegen.

i) Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

I. ENTWICKLUNGSSTUFE (AUSGANGSSTUFE).

(Tafelfiguren 1-3; Textfigur 1.)

Die Embryonen der Ausgangsstufe:

1. *Lumbricus terrestris* (Linné), 2. *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister) 3. *Helodrilus* (*Allolobophora*) *caliginosus* (Savigny), 4. *Helodrilus* (*Dendrobaena*) *rubidus* (Savigny) zeigen eine noch nicht weit gediehene, kaudalwärts blind endigende ektodermale Einstülpung in Form eines englumigen Röhrchens (Stomodaeum). Das Entoderm scheint vollständig geschlossen zu sein, ohne Kommunikation mit dem Stomodaeum; durch seine dicht mit Dotterkügelchen gefüllten Zellen unterscheidet es sich auf den ersten Blick von den feinkörnigen protoplasmatischen Ektodermzellen. Im Gegensatz zu HOFFMANN, der schon auf dieser Stufe der Ausbildung eine offene schlanke hyaline Röhre beschreibt, machen meine Ergebnisse wahrscheinlich, dass von einer morphologischen Verbindung der Aussenwelt mit dem Urdarm noch nichts zu bemerken ist.

II. ENTWICKLUNGSSTUFE.

(Tafelfiguren 4-8; Textfiguren 2, 3, 4.)

Das Stomodaeum hat an Grösse beträchtlich zugenommen und reicht je nach Ausbildungsstadium bis

an das Ende des ersten, zweiten und dritten Segmentes. Das dorsale Stomodaeumepithel besteht aus ineinander geschalteten, festgefügtten, hohen Zellen, während das ventrale Stomodaeumepithel sich aus niedrigen, viel loser gefügten Zellen zusammensetzt. Der Muskelwulst, der dem Pharynx der ausgewachsenen Formen das charakteristische Gepräge gibt, wird dorsal vom Stomodaeum angelegt (erste Andeutung des ektodermalen Pharynx). Die Zellen des äussern Keimblattes sind am Grunde der Einstülpung, da wo sie dem Entodermepithel parallel verlaufen, niedriger und protoplasmaärmer als die andern. Das Entoderm hat keine wesentliche Veränderung erfahren, abgesehen von der kleinen Abflachung der Zellen, welche dem anliegenden Ektoderm entlang verlaufen. Eine bevorstehende Auflösung von Ektoderm und Entoderm lässt sich wohl vermuten; Quer- und Sagittalschnitte lassen meines Erachtens zweifelsfrei hier aber noch keine Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm erkennen.

III. ENTWICKLUNGSSTUFE.

(Tafelfiguren 9-11; Textfiguren 5-9.)

Das Stomodaeum ist noch weiter einwärts gewachsen und zwar bei allen Formen bis zum IV. Segment inklusive, welche Länge ein Maximum darstellt. Die zu erwartende Histolyse tritt ein und wird durch Vakuolenbildung, die sich zuerst im Ektoderm, unmittelbar darauf auch im Entoderm, bemerkbar macht, eingeleitet. Sukzessive degenerieren nun die Zellen der beiden Keimblätter an dieser Stelle. Der dorsale Muskelwulst im Gebiete der stomodacalen Einstülpung hat stark an Ausdehnung zugenommen.

IV. ENTWICKLUNGSSTUFE.

(Textfiguren 10-13).

Die Folge dieser gänzlichen Rückbildung der das Lumen des Darmkanales ursprünglich unterbrechen-

den Ektoderm- und Entodermepithelien ist ein durchgehendes Darmrohr. Der dorsale Muskelwulst, das morphologische Charakteristikum des Pharynx, liegt ganz in der Zone der sich auf vier Segmente erstreckenden ektodermalen Einstülpung. Aus diesen Befunden zu schliessen, ist der Lumbriciden-Pharynx mit grösster Wahrscheinlichkeit ektodermaler Herkunft. Die Anschauungen VEJDOVSKÝ's (88-92), dass der Pharynx der Lumbriciden, ähnlich demjenigen von *Rhynchelmis*, entodermalen Ursprung ist, kann ich nicht bestätigen. Meine Ergebnisse decken sich im allgemeinen vielmehr mit der früheren Ansicht VEJDOVSKÝ's (84), mit den Darstellungen WILSON's (89), BEDDARDS (92) und HOFFMANN's (1900). [Auf die diesbezüglichen Unterschiede in den Beobachtungen, wie zeitliches Auftreten der durchgehenden Verbindung (HOFFMANN) und Betrag der Einstülpung (WILSON), bin ich weiter oben eingetreten.]

Es erfolgt eine Differenzierung des ektodermalen Vorderdarms in Mundhöhle (Stoma) und eigentlichen Pharynx. Erstere reicht bis ca. zum III. äussern Ringel in die Gegend der Schlundkommissuren. Durch die beginnende dorso-laterale Faltung nähert sich der Pharynx seinem bleibenden Zustand.

Auskleidung des Stomodaeums mit Cilien und Cuticula.

Für die ausgewachsene Pharynxhöhle der verschiedensten Regenwürmarten wurde von mehreren Autoren wie VEJDOVSKÝ (84), BENHAM (91 und 92), ROSA (93), BEDDARD (95), HESCHELER (98), Vera POLOWZOW (1904), Lidia DEQUAL (1909) und LORE MAYER (1913) ein Wimperepithel festgestellt; und zwar beobachteten HESCHELER und die drei Forscherinnen diesen Cilienbesatz nicht nur in der dorsalen Pharynxtasche, wie die vier erstgenannten, sondern stellenweise auch am ventralen Pharynx

epithel. Die Mundhöhle besitzt, wie die Körperepidermis, eine echte Cuticula, während die Cuticula des Pharynx (diese tritt da auf, wo keine Cilien vorhanden sind) nach HESCHELER derjenigen der Mundhöhle nicht vollständig gleichkommt.

In der Embryonalentwicklung lässt sich zunächst (Tafelfigur 1-6) eine gleichmässige, kontinuierliche Bewimperung im ganzen Stomodaeum beobachten. Dann macht sich von vorn nach hinten eine Rückbildung dieses « embryonalen Cilienbesatzes » in der Weise geltend, dass anfänglich nur die zukünftige Mundhöhle keine Wimpern mehr trägt (Tafelfigur 8), später aber auch im Pharynx diese Degeneration der Cilien einsetzt (Tafelfiguren 9-11) Textfiguren 6-10. Textfigur 11 zeigt im ganzen Stomodaeum keine Wimpern mehr. Nach meinen Präparaten zu schliessen, scheint also eine Beteiligung der Cilien zur Bildung der Cuticula ausgeschlossen. In Stadien, wie sie Textfigur 12 zur Darstellung bringt, tritt die definitive Cilienbildung auf, wie sie nachher bei ausgewachsenen Individuen vorkommt. Die Epidermiscuticula kann in der Mundhöhle konstatiert werden.

*Verschiebung in der äussern und innern Segmentierung
des Vorderendes.*

(Textfiguren 5, 9, 10, 11, 12, 13).

Dem Wachstum des dorsalen Pharynxmuskelwulstes geben die Dissepimente, die die wahren Segmentgrenzen angeben, durch Ausbiegen nach hinten Raum. Dies führt zu einer Diskrepanz der innern und äussern Gliederung, und zwar stellt sich folgendes als sehr wahrscheinlich heraus: Der Pharynx, der laut embryologischen Befunden die ersten vier Segmente umfasst, erstreckt sich nach der äussern Ringelung gemessen auf sechs Somite. Beobachtungen ergeben, dass zumeist vom 8. Ringel an innere und äussere Segmentierung im Einklang stehen.

III. Vergleichen zwischen der embryonalen und regenerativen Entwicklung des Vorderdarms der Oligochaeten.

In neuerer Zeit wurde meist im Anschluss an embryologische Arbeiten oder, umgekehrt, solchen über Regeneration die Frage aufgeworfen, wie weit regenerative Bildung und Ontogenie übereinstimmen. Nicht allzu selten standen sich die Ansichten der Autoren diametral gegenüber, indem die einen auf Grund ihrer experimentellen Untersuchungen eine mehr oder weniger weitgehende Parallele zwischen diesen beiden Bildungsmodi fanden, die andern aber, ebenfalls gestützt auf Beobachtungen, zu entgegengesetzten Resultaten gelangten und erklären mussten, dass die Keimblättertheorie, die doch ihre Basis auf eine überaus grosse Anzahl von Tatsachen gründet, erschüttert sei. Ich betrachte es nicht als meine Aufgabe, dieser mehr spekulativen Seite der Frage nachzugehen, sondern hier sollen vielmehr die feststehenden Tatsachen der beiden Entwicklungsweisen innerhalb der Oligochaeten miteinander verglichen, und unter den letzteren speziell den Lumbriciden die Hauptaufmerksamkeit gewidmet werden. Nur wo detaillierte Kenntnisse beider Erscheinungen vorliegen, von denselben Arten gewonnen, können vorteilhaft Vergleiche angestellt werden. Es ist deshalb begreiflich, dass für diese vergleichenden Betrachtungen hauptsächlich nur der Vorderdarm berücksichtigt wurde und in erster Linie solche Abhandlungen, die das Problem der Regeneration nicht nur nach den äusserlich wahrnehmbaren Erscheinungen, sondern auch histologisch-mikroskopisch behandeln.

Das erste in dieser Hinsicht zu berücksichtigende Ergebnis ist wohl die von v. WAGNER (93) gemachte Beobachtung an *Lumbriculus variegatus*, wonach das Ektoderm bei der Rege-

neration am Aufbau des vordern Darmabschnittes nicht beteiligt ist. «Es ist lediglich das vorhandene Entoderm, welches, nachdem mit der Verlötung der Wundränder auch die klaffende Oeffnung des Darmes verschlossen wurde, durch Wachstum, mit welchem eine lebhaftere Vermehrung der Zellen des Darmepithels Hand in Hand geht, den neuen Kopfdarm konstruiert, Dieses erreicht schliesslich, ein wenig gegen die Bauchseite sich hinneigend die Oberhaut, und an der Berührungsstelle bricht sodann die neue Mundöffnung durch. Eine flache, kaum nennenswerte Einziehung des Ektoderms in der Zirkumferenz der neuen Mundstelle ist der ganze Anteil des Ektoderms, von dem im übrigen auch nicht eine Zelle an der Bildung des Vorderdarms Anteil nimmt». Er kommt demnach zum Resultat, dass bei *Lumbriculus* die regenerative Entstehung des Vorderdarms der Embryonalentwicklung nicht entspricht.

Auch RIEVEL (96), der die Regeneration des Vorder- und Enddarms von *Allolobophora foetida*, *Allolobophora terrestris*, *Lumbricus rubellus*, wie auch *Nais proboscidea*, studierte, bestätigt v. WAGNER dadurch, dass er den Wiederaufbau des neuen Darmabschnittes allein aus dem Mitteldarm konstatiert. Das Körperepithel verhält sich also passiv; von einer Einsenkung desselben ist keine Spur zu bemerken. Der Verlauf der Regeneration am Vorderdarm ist nach RIEVEL kurz folgender: Der aus der Schnittstelle etwas hervorgequollene Darm wird allmählich wieder eingezogen, die Wundstelle überdeckt sich mit dem Granulationsgewebe. Schon nach 4-6 Tagen überzieht sich die Knospe mit dem neugebildeten Körperepithel. Der zurückgezogene Darm schickt nun schmale Divertikel nach vorn, bricht schliesslich durch, ohne dass das äussere Epithel ihm entgegenwächst. Anklänge an die Ontogenie sind also auch bei diesen Befunden in jeder Beziehung ausgeschlossen.

HEPKE (97) ist für Naiden zu ganz gegenteiligen Resultaten gekommen. Nach ihm bildet das neue Ektoderm, ein Abkömmling der alten Epidermiszellen, am Vorderende zunächst eine einschichtige, später aber mehrschichtige Kappe, von der aus

in letzter Linie alle zu regenerierenden Gebilde ihren Ursprung nehmen. Der neue Verdauungstraktus wächst dann von dieser Kappe zu einem soliden Strang aus, dessen freies Ende die Richtung nach der Durchschneidungszelle des alten Darmes einschlägt, der dort seinerseits ebenfalls einige neue Zellen gebildet hat. Das freie Ende des neuen Darmes erreicht schliesslich den alten Darm und vereinigt sich mit ihm, sodass nun dieser mit der Ektodermkappe verbunden ist. Dieser Strang bekommt später ein Lumen, welches bald mit einer im Ektoderm entstehenden Einbuchtung verschmilzt, und so ist die vollständige Kommunikation des Darmrohres hergestellt. Nach dieser Darstellung ist also der Vorderdarm mit Ausnahme einiger Zellen, die der alte Darm liefert, rein ektodermalen Ursprungs.

Die kurzen Angaben v. WAGNERS (97) contrastieren nun vollständig mit RIEVEL und seiner früheren eigenen Aeusserung aus dem Jahre 1893. Dieser Autor, dessen Publikation (aus dem Jahre 1893) oft als typisches Beispiel eines Gegensatzes zwischen regenerativer und embryonaler Entwicklung genannt wurde, findet nun, dass der Zustand, bei welchem das entodermale Regenerat des Darmabschnittes mit der Epidermis durchbricht, nur provisorische und vorübergehende Bedeutung besitzt. Später, wenn der Kopflappen auswächst, verlöten Ektoderm und Entoderm an der ursprünglichen Durchbruchsstelle neuerdings, wodurch diese geschlossen wird. An dieser Stelle tritt nun eine deutliche trichterförmige Einsenkung der Epidermis auf, woraus ein Stomodaeum resultiert. VON WAGNER selbst streicht darum den Satz, dass Regeneration'sprozesse dem embryonalen Geschehen zuwiderlaufen.

KORSCHOLT (98) sieht namentlich in dem Umstand, dass bei Regeneration von Lumbriciden der Mund frühzeitig und zunächst auf der Ventralseite angelegt wird, eine Anspielung an die Embryonalentwicklung. Erst später wird die Oeffnung an die Spitze des Regenerats verlagert.

HESCHELER (98), dem *Allolobophora terrestris* Sav. ($\frac{2}{3}$ der Objekte), *Lumbricus herculeus* Sav., *Allolobophora caliginosa*

Sav., *Allolobophora foetida* Sav. und *Lumbricus rubellus* Sav. (letztere beiden in wenigen Exemplaren) zur Untersuchung vorlagen, von welchen das älteste Regenerat 90 Tage zählte, kann die Ergebnisse von WAGNER's unterstützen und findet: «Auch bei der Regeneration bildet sich ein Stomodaeum (Mund) epithelialer Herkunft, das sich bis zum dritten Segment inclusive erstreckt.» Das Pharynxepithel jedoch wird sicher vom alten Darm aus regeneriert. In der Regel stammten diese Regenerate von Würmern, die der 5 ersten Segmente beraubt worden waren. Eine solche Angabe scheint mir von prinzipieller Wichtigkeit, wie wir eben hören werden; leider vermissen wir sie bei den oben besprochenen Arbeiten v. WAGNER's, RIEVEL's und HEPKES. In vorausschauender Weise bemerkt HESCHELER, dass er die Frage, ob die Regeneration des Pharynx von Zellen des entodermalen Oesophagus, oder von solchen des alten Schlundkopfes bewerkstelligt werde, unentschieden lasse. Er ist eher der Ansicht, dass häufig bei der Operation ein Stück Pharynx zurückgeblieben ist.

Wenn wir uns nun erinnern wollen, zeigen unsere Präparate der Lumbriciden-Embryonen mit grosser Wahrscheinlichkeit zwar eine bloss auf 4 Segmente sich erstreckende ektodermale Einstülpung (Textfiguren 6, 9, 10 z. B.), und es läge deshalb nahe anzunehmen, dass bei Amputation der fünf vordersten Segmente der entodermale Oesophagus angeschnitten wurde, unter vollständiger Entfernung des Pharynx. Wie wir aber auch weiter oben schon besprochen haben, verläuft die weitere Embryonalentwicklung des Vorderendes so, dass eine Verschiebung zwischen innerer und äusserer Segmentierung in dieser Gegend auftritt. Ich habe dort versucht, darzutun, dass offenbar durch das gewaltige Auswachsen des dorsalen Muskelwulstes die Dissepimente, die ja die Grenze zwischen den einzelnen Metameren darstellen, nach hinten ausgebuchtet werden. Wir erhalten auf diese Weise einen Endzustand, wie er auf Textfigur 12 zum Ausdruck kommt, und auch Präparate ausgewachsener Formen scheinen diese Tatsache zu bestä-

tigen. Dieses Verhalten hat nun zur Folge, dass den 4 wahren, durch Dissepimente dargestellten Segmenten 6 äussere Ringel entsprechen. Es ist deshalb höchst wahrscheinlich, dass bei Amputation von 5 äussern Segmenten, wie HESCHELER sie vorgenommen hat, immer Reste des ektodermalen Pharynx zurückgeblieben sind. Wie erwähnt, geht der regenerierte Pharynx sicher aus dem alten Darmstück hervor, und wir wollen nun nicht vergessen, dass, wenn in der Regenerationsknospe die ersten Mitosen sich zeigen, dieselben wohl in erster Linie den entwicklungsgeschichtlich ektodermalen Pharynxzellen angehören. Immerhin hat der Autor darauf hingewiesen, dass auch bei den entodermalen Darmepithelzellen Mitosen auftreten, dass diese Zellen sich vermehren, der Darm als ganzes in das Regenerationsgewebe hineinwächst, und dass es dadurch unentschieden bleiben musste, ob nicht auch Darmzellen ins Regenerationsgewebe hineinwandern. Wie dem auch sei, diese Ausführungen sollten auf die Wichtigkeit der ontogenetischen Kenntnisse für die Beurteilung der Regeneration hinweisen. Sicherlich ist es bei ausgewachsenen Formen recht schwierig, durch einen Schnitt genau Ektoderm und Entoderm zu trennen, da, wie wir ebenfalls weiter vorn vernommen haben, die histologische Grenze eine ganz verschwommene ist. Die Hauptsache aber, und diese wollen wir nicht aus dem Auge verlieren, ist erstens einmal dadurch gegeben, dass bei beiden Arten der Entwicklung, der embryonalen wie der regenerativen eine Einstülpung der Körperhaut vorkommt, und zweitens, dass während der Regeneration ein Stadium auftritt, das deutlich ein Analogon in der Ontogenie besitzt. Man vergleiche z. B. HESCHELERS Figuren 33-35, 37 u. 38 mit meinen Textfiguren 4, 5-13. In beiden Fällen liegen Gehirnganglion und Kommissuren beinahe an der Spitze, über und um ein Stomodaeum, das durch eine kurze Epidermiseinstülpung repräsentiert wird. Desgleichen reicht das Bauchmark ventral bis nahe zur terminalen Spitze. Die Regenerationsbilder machen den Eindruck, als würden sie ein Embryonalstadium rekapitulieren.

Werden mehr als 5 Segmente abgetrennt, dann findet eine

unvollkommene Regeneration statt, welche sich dadurch dokumentiert, dass keine Ektodermeinstülpung mehr auftritt. Darmepithel und Körperepithel verlöten einfach, um einen neuen Mund zu bilden. HESCHELER ist nun im Falle, mit Hilfe der Regeneration des Nervensystems (ich verweise auf die ausführlichen Darstellungen des Autors) herauszufinden, dass wir es bei RIEVEL auch mit unvollkommener Regeneration zu tun haben. Offenbar hat dieser mehr als fünf Segmente amputiert und seine Resultate sollten darum in diesem Sinne interpretiert werden.

HAASE (99) unterzog die Regenerationsvorgänge bei *Tubifex rivulorum* einer Betrachtung. Für das Studium der Neubildung des Darmes entfernte er am Vorderende vier bis sechs Segmente. Im Verlaufe von drei Monaten (Januar-April) trat die Bildung von nur drei, nie aber von mehr vordern Segmenten ein. Die histologische Seite des regenerativen Geschehens verläuft zusammengefasst nach HAASE folgendermassen: « Der Darm nähert sich langsam dem Körperepithel bis er nur noch durch einen schmalen Zwischenraum von ihm getrennt ist. Im Darmepithel sind noch immer Mitosen in grösserer Zahl vorhanden. Die Auftreibung und Wandverdickung, welche wir sehr bald als die Anlage des Pharynx kennen lernen werden, hat sich bedeutend vergrössert und tritt jetzt deutlich hervor. Auch der bisher noch vorhandene Zwischenraum zwischen Körperepithel und Darm schwindet allmählich, und der Darm legt sich nunmehr unmittelbar an das Körperepithel an.

Kurz bevor dies jedoch eintritt, fängt das Körperepithel an dieser Stelle der ventralen Fläche an, sich ein wenig nach innen einzusenken. Diese leichte Einsenkung wird bald etwas tiefer, bis sie mit dem ihr entgegenwachsenden Darm in Verbindung tritt. » Unterdessen ist die Entwicklung des Pharynx bedeutend vorgeschritten, indem an der dorsalen Wand eine starke Verdickung entsteht, hervorgerufen durch eine reichliche Vermehrung der Zellen an dieser Stelle. Die Darmhöhle erweitert sich durch eine auftretende Falte, gegen diese dorsale Zellenwucherung, wodurch der Pharynx

allmählich recht deutlich sein definitives Aussehen annimmt. Desgleichen bildet sich an der ventralen Seite des Darmes eine zwar weniger beträchtliche Falte. Nun erfolgt der Durchbruch zwischen der ektodermalen Einstülpung und dem Pharynx, und es darf mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden, dass nach der erfolgten Verbindung ein weiteres Hineinwachsen oder Einsenken des Körperepithels nicht mehr stattfindet; denn der Pharynx ist bereits fertig ausgebildet und überhaupt zeigt das jetzt erreichte Stadium eine völlige Uebereinstimmung mit dem normalen Verhalten des unverletzten Wurmes. Nach den Untersuchungen dieses Autors ergibt sich, dass der Pharynx nach Verlust der vordern Darmpartie aus dem entodermalen Teil des Darmes neugebildet wird. Zu dem entodermalen Pharynx kommt eine nur wenig umfangreiche Einstülpung des ektodermalen Körperepithels hinzu, welches die Mundhöhle liefert.

HAASE bringt seine gewonnenen Ergebnisse an *Tubifex* mit denen RIEVEL's über *Nais* und Lumbriciden zum Teil zur Deckung; namentlich sei die Uebereinstimmung bezüglich des Pharynxaufbaues eine grosse. Was hingegen die ektodermalen Einsenkungen betrifft, kann er RIEVEL nicht beipflichten, sondern setzt vielmehr die von WAGNER gemachten Befunde an *Lumbriculus variegatus* aus dem Jahre 1897 in Parallele mit den seinigen. Freilich, von einer provisorischen Mundöffnung, wie diese im Verlauf der regenerativen Neubildung bei *Lumbriculus* charakteristisch sein soll, weiss HAASE bei *Tubifex* nichts zu berichten.

So gut wie RIEVEL, VON WAGNER, HESCHELER, findet sich auch HAASE im Widerspruch zu HEPKE, welcher letzterer bekanntlich den Pharynx aus einer soliden Ektodermwucherung des Vorderendes entstehen lässt. Schliesslich lautet sein Schlussresultat bezüglich des regenerativen Prozesses am Vorderdarm von *Tubifex rivulorum* so, dass dieser Teil mit Ausnahme einer kleinen vordersten Mundpartie entodermaler Herkunft ist.

Es sei mir gestattet, hier einen ähnlichen Punkt herauszu-

greifen, wie im Anschlusse an die histo-organogenetische Arbeit HESCHELERS. HAASE selbst vermutet in seinen einleitenden entwicklungsgeschichtlichen Bemerkungen, dass der Pharynx von *Tubifex* ektodermalen Ursprungs sei, konnte aber dieser Vermutung infolge Mangel an einschlägigen ontogenetischen Ergebnissen und zudem nur aus Analogie an andere Oligochaeten Raum geben. Es scheint mir zu wenig bekannt zu sein, wo im Darmrohr die Grenze zwischen ektodermaler Einstülpung und Entoderm zu suchen ist, wenn sie bei ausgewachsenen Formen histologisch überhaupt noch gut feststellbar ist. Es ergibt sich deshalb eine ähnliche Komplikation wie sie Hescheler schon erwähnte. Werden nun an *Tubifex* 4-6 Segmente amputiert (HAASE bemerkt ausdrücklich, dass er für das Studium der Neubildung des Darmes den Würmern 4-6 Segmente entfernte), so besteht die Möglichkeit, vorausgesetzt natürlich, dass die Embryonalentwicklung mindestens eine über 4-5 Segmente sich erstreckende stomodaeale Einstülpung erkennen lässt, am zurückgebliebenen alten Darm noch ursprünglich eingewachsene Ektodermzellen anzutreffen. Bei der darauffolgenden Regeneration könnten deshalb die Mitosen wenigstens zum Teil in entwicklungsgeschichtlich ektodermalem Mutterboden auftreten, was bei einer zu stichhaltigen Vergleichen zwischen Regeneration und Ontogenie dienenden Arbeit durchaus ausgeschaltet werden müsste. Ob bei vollständiger Entfernung aller ursprünglich eingestülpten Vorderdarmteile (das Mass hätte also die Ontogenie zu liefern) der Charakter der Regeneration geändert würde, sei es vielleicht durch das Auftreten einer unvollkommenen Regeneration, oder irgend einer andern Modifikation, dies müsste erst von neuem untersucht werden.

Ähnliche Unklarheiten bestehen meiner Ansicht nach, wenn Regenerationsergebnisse mit einander verglichen werden. RIEVEL z. B. kann seine Resultate nicht mit denjenigen HESCHELERS in Einklang bringen, weil er im Gegensatz zu letzterm keine trichterförmige Einsenkung des Ektoderms konstatieren kann. HESCHELER gelang es nun, wie ich vorher schon anführte,

sehr wahrscheinlich zu machen, dass es sich bei den Untersuchungen RIEVELS nur um unvollkommene Regeneration handelte, da offenbar ziemlich viele Segmente (mehr als 5) operiert wurden. Mit anderen Worten, RIEVEL hat Zustände miteinander verglichen, bei denen die nötigen Grundlagen und Voraussetzungen dazu nicht bestanden. Dieselben Bemerkungen können geltend gemacht werden bei HAASES Vergleichen mit RIEVEL und VON WAGNER, da weder bei *Nais proboscidea* - Objekt RIEVELS - und bei *Lumbriculus variegatus* der Form VON WAGNERS klar hervorgeht bis wie weit die ektodermale Invagination beim normalembryologisch entwickelten Individuum reicht und wie viele Segmente bei der Operation wegfielen.

Der Zweck der Aufführung dieser Beispiele wäre erreicht, wenn dadurch gezeigt werden könnte, dass es weder angeht, Regeneration und Ontogenie zu vergleichen, wenn z. B. die Embryonalentwicklung nicht bekannt ist, noch statthaft ist, unähnliche Regenerationsstadien miteinander in Beziehung zu setzen.

VON WAGNER (1900) bringt zunächst an seinen eigenen Darstellungen aus dem Jahre 1897 eine Korrektur an, indem er die damalige Feststellung, dass während der Regenerationsprozesse bei *Lumbriculus* eine provisorische Mundöffnung auftrete, fallen lässt, da dieser vorübergehende Mund etwas künstliches darstelle, wahrscheinlich hervorgerufen durch die heisse Fixierung und Druckwirkung. Hierauf stellt er für die Genese des Vorderdarmes von *Lumbriculus* Tatsachen fest, die ich hier zusammengefasst erwähnen will. Die Reparation (Bezeichnungsweise nach VON WAGNER) des Vorderdarmes geschieht zur Hauptsache vom alten Darm aus. Die Zellenvermehrung ist auf das Darmepithel im Umkreis der Schnittfläche beschränkt, erfolgt langsam, stetig, und die neu entstandenen Zellen ordnen sich im alten Epithel ein. Mit der Zellenvermehrung geht ein Wachstum des Verdauungsrohres einher. Der Darm wächst zunächst geradeaus in der Medianebene, ändert aber bald seine Wachstumsrichtung, indem er etwas schief

bauchwärts abbiegt, bis sein distales Ende mit der Epidermis in Berührung kommt. Die Stelle, an welcher dies geschieht, ist durch eine eben merkliche Epidermisdelle (Mundbuchteinziehung) gekennzeichnet. Die Mundbildung erfolgt nun durch eine Einsenkung der Epidermis der Mundbucht, die keinen Trichter, sondern einen zur Mediane quer gerichteten Spalt darstellt. Die Tiefe des Mundes ist unbeträchtlich « da die Zahl der Zellen, welche von der Epidermis dazu geliefert werden, sehr gering ist. » Bald weichen dann an der Verlötungsstelle die Zellen auseinander, und damit ist die Verbindung des Darmrohres mit der Aussenwelt hergestellt. Das Schlussergebnis von WAGNERS lautet also, dass das Schlunddarmepithel entodermalen, das Epithel der Mundhöhle aber ektodermalen Ursprungs ist. Es steht somit in prinzipieller Uebereinstimmung mit demjenigen HAASES über *Tubifex rivulorum*. Es scheint mir jedoch, dass auch diese Arbeit ähnliche Bemerkungen gestattet, wie sie oben genannt wurden. Man vermisst in von WAGNERS Ausführungen die Angabe der Zahl der amputierten Segmente, namentlich für jene Objekte, an denen die Regeneration des vordern Darmabschnittes behandelt wurde. In der embryologischen Literatur finden sich, soviel mir bekannt ist, auch keine Mitteilungen über die Grösse des ektodermalen Vorderdarmanteils bei *Lumbriculus*.

KROEBER (1900) liess Würmern (*Allolobophora*) denen die vorderen Segmente weggeschnitten waren, dieses Vorderende regenerieren und entfernte dann durch eine zweite Operation mittelst Brennen oder Schneiden noch einmal das Vorderende des regenerierten Kopfes. Dadurch gewann der neue Pharynx Zeit sich zu regenerieren, bevor die II. ektodermale Einstülpung (Einstülpung während der Regeneration) sich mit seinem vorderen Ende vereinigt hatte. Das Resultat war, dass die Auskleidung des Pharynx vom Entoderm aus regeneriert wurde, während sich das neu gebildete Ektoderm nur auf eine kurze Strecke zur Vereinigung mit dem Pharynx einstülpte und den Mund bildete.

ABEL (1902) ist in Bezug auf die regenerative Neubildung des

Vorderdarmes von *Tubifex rivulorum* in der Lage, die diesbezüglichen Angaben HAASES vollkommen zu bestätigen. Kurz zusammengefasst, führten ihn diese Nachprüfungen zu folgenden Hauptergebnissen : Der an seinem Vorderende enggeschlossene Darm wächst, indem sich seine Zellen langsam, aber stetig vermehren, nach vorn gegen das Körperepithel, bis zur Berührung mit demselben. An dieser Berührungsstelle kann frühzeitig eine seichte Einbuchtung der Epidermis beobachtet werden. (Mundbuchteinziehung von WAGNERS). Diese Einsenkung geht mehr und mehr in die Tiefe und verlötet mit dem Darmepithel, wobei zunächst noch deutlich die Grenzen beider Schichten hervortreten. Mit den weiteren Regenerationsvorgängen werden sie undeutlicher, nach kurzer Zeit erfolgt der definitive Durchbruch des Darmes und damit eine Wiederherstellung des durchgehenden Darmrohres. ABEL stellt neben diesen Befunden noch ein anderes Verhalten fest. Die Spitze des regenerierenden Mitteldarmes schiebt sich direkt durch die Epithelzellen der Körperwand, dieselbe gewissermassen keilförmig durchbrechend, ohne dass sich bisher das Ektoderm in die Tiefe eingesenkt hat. (Ähnlich den Ergebnissen von WAGNERS bei *Lumbriculus* 1893). Handelt es sich hier vielleicht um unvollkommene Regeneration ? Für *Nais proboscidea* konnte ABEL grundsätzlich die gleichen histologischen Verhältnisse feststellen. Der Darm ist weit ins Körperinnere zurückgezogen und endet blind. Von nun an findet ein nach vorn gerichtetes Wachstum des Darmes statt, bis er das Körperepithel durchbricht und fast nach aussen hervortritt. Die Mundbuchteinziehung ist bereits schwach ausgeprägt, während im übrigen das Ektoderm an der Regeneration bisher keinen Anteil hatte, da das ganze Zellmaterial des Vorderdarmes ausschliesslich aus dem Entoderm hervorgegangen war. Es ist bemerkenswert, dass der Darm bisher noch keine Spur eines Lumens aufweist, seine Zellen sind dicht aneinander gelagert. Unterdessen hat die Mundbucht beträchtlich an Tiefe zugenommen, die ektodermale Körperwand hat sich zur Mundbildung eingesenkt, im Darm treten die Anfänge einer Lumenbildung

auf. Also auch für *Nais* kommt ABEL zum Schluss, dass bei der Regeneration nur die kleine Mundhöhle ektodermalen Ursprungs ist, während der übrige Vorderdarm (Pharynx) vom Entoderm gebildet wird.

Leider stösst man auch bei diesem Autor auf wie mir scheint zu wenig genaue Protokolle darüber, ob seine Präparate von Individuen stammen, denen er 10-12, 6 oder nur 2-3 Segmente entfernt hatte. Sollten sich z. B. seine Ergebnisse über die Regeneration des Vorderdarmes ausschliesslich auf den letzten Fall beschränken, dann würde wahrscheinlich die Neubildung auch wieder vom ursprünglichen Ektoderm aus erfolgt sein, sofern angenommen werden darf, dass die entwicklungsgeschichtliche ektodermale Einsenkung sich über mindestens drei oder sogar vier Segmente ausdehnt, wie bei den Lumbriciden. Die Verwandtschaft zu diesen spricht dafür; ich möchte aber ausdrücklich betonen, dass meines Wissens die unerlässliche Kenntnis der ontogenetischen Bildung des Vorderdarms (speziell die Stelle der Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm) für diese beiden Vertreter der Oligochaeten (*Nais* und *Tubifex*) noch nicht festgestellt ist. Erst wenn dies der Fall ist, sind bessere Grundlagen für Vergleichen mit der Regeneration gegeben.

WINKLER (1902) lag als Untersuchungsobjekt *Rhynchelmis limosella* Hoffm. vor, welche Form der Autor absichtlich wählte, weil es sich bei ihm in der Hauptsache darum handelte, die Regeneration mit der Embryonalentwicklung zu vergleichen. Es wurde ihm, wie er bemerkte «dieses vergleichende Studium der Regeneration durch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von VEJDOVSKÝ erleichtert, in welchem Werke eben die Ontogenie und Organogenese derselben Art nämlich *Rhynchelmis limosella* ausführlich dargestellt ist.» Wie wir von früher wissen, äusserte sich VEJDOVSKÝ (88-97) in dem Sinne, dass bei *Rhynchelmis* das Pharynxepithel entodermaler Abstammung ist.

Was die regenerative Neubildung des Vorderdarmes betrifft, machte WINKLER folgende Beobachtungen: Die Darmzellen

beginnen sich im Umkreise der Schnittfläche (WINKLER hat für seine Untersuchungen 5-10 vordere Segmente amputiert) zur Teilung anzuhäufen. Der zunächst geradeaus vorwachsende Darm ändert bald seine Richtung, indem er etwas schief ventralwärts abbiegt. Das Körperepithel stülpt sich da ein, wo der Darm sich demselben am meisten nähert. Anfänglich sind die trennenden Konturen zwischen den beidseitigen Epithelien noch deutlich erkennbar; nach und nach weichen die Zellen an der Verlötungsstelle auseinander, und damit ist die Kommunikation des Darmrohres mit der Aussenwelt hergestellt. Die Mundhöhle entsteht durch eine unbedeutende Einstülpung des Körperepithels, während der Pharynx von dem Darm selbst aufgebaut wird. Diese Angaben stehen mit denen der Embryogenese in völliger Uebereinstimmung, sofern die Anschauungen VEJDVSKÝ's noch heute Gültigkeit besitzen.

IWANOW (1903) veröffentlichte über die Regeneration des Vorderdarms bei *Lumbriculus variegatus* folgendes: «Die Bildung des Darmkanals in den Kopfsegmenten erfolgt vermöge eines Auswachsens des Epithels des alten Darmes nach vorn, was aus zahlreichen Teilungsfiguren ersichtlich ist, welche sich weit in die alten Segmente verfolgen lassen, am zahlreichsten jedoch in dem Teil des Darmes angetroffen werden, der in den Hohlraum der Regenerationskappe hineinragt. Der Darm stösst infolgedessen mit seinem Vorderende stets an die vordere Wand des Regenerats und verlängert sich gleichzeitig mit dem Auswachsen des letzteren. Früher oder später bildet das Ektoderm dort, wo der Darm an dasselbe herantritt eine Einstülpung, welche nach einiger Zeit in die Darmhöhle durchbricht, wobei das Ektoderm mit den Darmrändern verwächst und eine Mundöffnung entsteht.» In bloss 2 Fällen beobachtete IWANOW bei *Lumbriculus*, dass die Mundöffnung nicht durch eine stomodaeale Einstülpung des Ektoderms, sondern durch direkte Verwachsung der Epidermisränder mit den durchschnittenen Darmrändern gebildet wird, ähnlich wie es RIEVEL für Naiden und Lumbriciden angab. Wie viele Segmente für

die in Betracht kommenden Regenerate amputiert worden waren, erfahren wir auch hier nicht.

NUSBAUM (1904) beschäftigt sich mit der Regeneration des Vorderteils bei Enchyträiden nach künstlicher Operation. Soll normale Regeneration eintreten, dann dürfen höchstens 10-12 Segmente abgetragen werden. Die Zahl der regenerierten Segmente ist stets kleiner, nie mehr als zwei oder drei, einerlei, ob nur zwei oder zwölf abgetragen worden waren. Der durchschnittene Darm schliesst sich am Vorderende und verbindet sich mit dem ektodermalen Proliferationsgewebe, von dem aus sich das Epithel der Mundhöhle und des vordersten Teils des Oesophagus (gemeint ist offenbar der Pharynx) bildet.

Diese Arbeit stand mir nur in Form eines Referats im « Zoologischen Jahresbericht 1904 » zur Verfügung; soviel scheint daraus hervorzugehen, dass die Feststellungen NUSBAUMS denen HEPKES nahe stehen. Detaillierte Angaben über Ontogenie des Vorderdarmes und darnach gerichtete Regenerationsversuche sind ebenfalls hier nicht zu finden.

LEYPOLDT (1910) nähte auf ein geschlechtsreifes Hauptstück (Hauptkomponente), welchem die 4 vordersten Segmente entfernt worden waren, 23 $\frac{1}{2}$ Segmente eines anderen geschlechtsreifen Individuums von *Helodrilus longus* so an, dass Segment 23 $\frac{1}{2}$ auf das 5. zu liegen kam (Pfropfung eines Teilstückes in normaler Stellung auf ein Hauptstück). Nach der Abstossung der Nähte wurden vom vordern Teilstück zuerst 18 Segmente weggeschnitten, sodass nur die Segmente 19-23 und die Hälfte vom 24. zurückblieben. Nach 27 Tagen zeigte sich noch kein Regenerat, es wurden abermals 3 Segmente entfernt, sodass das Pfropfstück nur aus 2 $\frac{1}{2}$ Segmenten bestand (22., 23., und die Hälfte vom 24.). Nun setzte nach etwa 14 Tagen die Regeneration ein. Es entwickelte sich ein Kopfregenerat, bestehend aus 3 Segmenten und einem Kopflappen, unter dem eine kleine Mundöffnung zum Vorschein kam. Die Schnittbilder zeigen das deutliche Bild eines Kopfes mit Gehirnganglion, Kommissuren und Bauchmark. Ueber das Verhalten des Darmes, das uns am

meisten interessiert, vernehmen wir, dass vom Vorderende des Darmes des Pfropfstückes aus schmale Divertikel nach vorn hin gewachsen sind und sich gegen die Kuppe der Knospe hin strecken. Das äusserste Divertikel reicht an die nur wenig umfangreiche ektodermale Einstülpung heran. Obschon der Verfasser einen Durchbruch zwischen Ektoderm und Darm auf keinem Schnitt beobachtete, kam er zum Schluss, dass der Vorderdarm aus dem Entoderm hervorgeht. LEYPOLDT interpretiert diesen Versuch durch die Annahme, dass « wahrscheinlich unter dem Einfluss des Hauptkomponenten ein funktionsfähig gebauter Kopf entstanden ist, der nur in einigen unwichtigen, Punkten von einem normalen abweicht. » Besteht diese Auslegung zu Recht, dann wollen wir uns aber vergegenwärtigen, dass meine embryologischen Ergebnisse einen über mindestens 6 äussere Segmente (Ringel) sich erstreckenden, ektodermalen Darmanteil wahrscheinlich machen (Tafelfiguren 16, 18). Der Einfluss des Hauptstückes wäre dementsprechend nicht entodermal, sondern ektodermal.

TIRALA (1913) berichtet uns über die Regeneration des Vorderendes bei *Criodrilus lacuum*. Nach der Abtrennung einiger Vordersegmente schliesst sich der Darm, ohne dass der Autor jemals gesehen hätte, dass die Wundränder sich sofort mit denen der Epidermis verschmelzen. « Mit dem 6. Tag rückt er lediglich durch Dehnungs- bzw. Wachstumsprozesse in den Regenerationskegel hinein. 2-3 Tage, bevor die Periode der Mitosen eintritt, kann man vorn an der Spitze des Regenerationskegels 3-4 Zellen sehen, welche etwas in die Tiefe rücken, die erste Anlage der Epidermiseinstülpung. » Um den 10. Tag treten überall, sowohl im Darmepithel wie auch in der Epidermiseinstülpung, Mitosen auf. Die Einstülpung und der Darm haben sich einander schon soweit genähert, dass sie sich fast berühren. Die Epidermiseinstülpung lässt an dem Boden des Trichters nur mehr die Cuticula erkennen, welche dann zerreisst. TIRALA findet es schwer, genau zu sagen, wie weit die Epidermiseinstülpung nach innen reicht, « da die vordersten Darmzellen teilweise auch die Wimpern verlieren und dadurch

den Uebergang von den mit Cuticula versehenen Epidermzellen zu den entodermalen Darmzellen undeutlich wird. Nichtsdestoweniger kann man wohl sagen, dass die Epidermzellen des Vorderdarms bis in das 2. Segment reichen. Leider gestattet das Wort « einige » die genaue Bestimmung der Zahl der für diese Untersuchungen operierten Segmente nicht, sodass auch hier die Möglichkeit bestand, dass nicht alle ursprünglich ektodermalen Darnelemente entfernt wurden. Die Ähnlichkeit der Befunde mit denjenigen HESCHELENS spricht wenigstens dafür, sodass die Annahme einer Amputation von weniger Ringeln (vielleicht 4-6 ?) nahe liegt.

Fassen wir zum Schluss die Hauptergebnisse der Beobachtungen der Regenerationsvorgänge am Vorderdarm bei Oligochaeten zusammen, so ist festzustellen, dass die Mehrzahl der Autoren im allgemeinen zu übereinstimmenden Ansichten gekommen ist. VON WAGNER für *Lumbriculus variegatus*, HESCHELER für *Allolobophora terrestris*, *Lumbricus herculeus*, *Allolobophora caliginosa*, *Allolobophora foetida* und *Lumbricus rubellus*, HAASE für *Tubifex rivulorum*, KROEBER für *Allolobophora*, ABEL für *Tubifex rivulorum*, WINKLER für *Rhynchelmis limosella*, JWANOW für *Lumbriculus variegatus*, LEYPOLDT für *Helodrilus longus* und TIRALA für *Criodrilus lacuum* haben alle eine ektodermale Einstülpung gefunden, die sicher die Mundhöhle liefert. Hinsichtlich der Pharynxbildung sind sie jedoch geneigt, hierfür das Entoderm verantwortlich zu machen. Dem gegenüber schildert RIEVEL für *Allolobophora foetida*, *Allolobophora terrestris* und *Lumbricus rubellus*, wie auch für *Nais proboscidea* die regenerative Bildung des Vorderdarms einzig aus dem alten Darm, ohne jegliche Beteiligung des Ektoderms. NUSBAUM lässt bei Enchyträiden den vordersten Teil des Pharynx aus dem Ektoderm hervorgehen, HEPKE endlich anerkennt für Naiden zur Hauptsache nur den ektodermalen Anteil bei der Regeneration des Vorderdarmes.

Nach meinem Dafürhalten ist dadurch die Entscheidung der Frage, ob Regeneration und Embryonalentwicklung gleich verlaufen, oder ob sie einander gegenüberstehen, weder nach der

einen noch nach der anderen Richtung hin gefallen. Die Grundlagen und Voraussetzungen für ein förderndes, erspriessliches Vergleichen sind noch nicht überall vorhanden. So ist vor allem unerlässlich, dass für diejenigen Formen, die zu Regenerationsversuchen herangezogen werden, in der Ontogenie des Darmkanals die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm festgestellt werde, was noch nicht überall geschehen ist. Sodann ist ebenso erforderlich, genau protokollierte Regenerate zu verwenden, d. h. es ist von Wichtigkeit zu wissen, wo der trennende Operationsschnitt geführt wurde, damit eine regenerative Neubildung aus entwicklungsgeschichtlich ektodermalem Mutterboden ausgeschlossen ist. Werden diese neuen Punkte ins Auge gefasst, dann kann gewiss manche Unklarheit vermieden werden. In der oben angeführten Streitfrage, in welcher die Gültigkeit der Keimblättertheorie durch die Regenerationserscheinungen angezweifelt wurde, wollen wir auch das gewichtige Urteil Eisigs nicht unerwähnt lassen. Er hat am Schlusse seiner *Entwicklungsgeschichte der Capitelliden* (1898) darüber wohl das richtige getroffen, wenn er sagt, dass der Versuch, die Keimblättertheorie auf Grund von Erfahrungen der Regeneration zu beurteilen, als verfehlt gelten muss. « Denn die Lehre von den Keimblättern ist das Ergebnis einer auf breitester Basis ruhenden Generalisation. Die Regeneration dagegen ist für uns vorläufig noch ein ungelöstes Rätsel, ein der Forschung gestelltes Problem; das Wenige, was über sie bekannt ist, lässt noch keinerlei Generalisation zu. Die Keimblätter aber, als das bekannte, durch die Regeneration, als das unbekannte, in Frage stellen wollen, heisst das Pferd am Schwanz aufzäumen. » Wie ich zu zeigen versuchte, hat diese Ansicht auch heute noch ihre volle Berechtigung.

Die eben besprochenen Verhältnisse kann folgende tabellarische Zusammenstellung recht übersichtlich ausdrücken :

ONTOGENIE

REGENERATION

FORMEN ¹ systematisch geordnet	Zahl der Segmente über die die ektoder- male Einstülpung sich erstreckt	Zahl der amputierten Segmente	Herkunft des regenerierten Pharynx
<i>Naidae (Nais)</i>	nichts bekannt	RIEVEL [1896] nicht an- gegeben	Keine Ektodermeinstülpung; Pha- rynx v. alten Darm regeneriert.
<i>Naidae (Nais)</i>	Idem	HEPKE [1897]	Pharynx ektodermalen Ursprungs Entoderm fast ausgeschaltet.
<i>Naidae (Nais)</i>	Idem	ABEL [1902] 6-8 Segm. vordere Körperhäl- te; Vorderteil bis auf Schwanzstücke von 10-15 Segmente	Kleine ektodermale Mundhöhle; Pharynx vom alten Darm re- generiert.
<i>Tubificidae (Tubifex)</i>	Idem	HAASE [1899] 4-6 Segm.	Kleine Ektodermeinstülpung; Pharynx vom alten Darm.
<i>Tubificidae (Tubifex)</i>	Idem	ABEL [1902] 3; 6; 8-10; 10-12 Segmente	Kurze Ektodermeinstülpung; Pha- rynx vom Entoderm regeneriert.
<i>Lumbriculidae (Lumbriculus)</i>	Idem	V. WAGNER [1893] nicht angegeben	Keine nennenswerte Einziehung des Ektoderms; Vorderdarm vom Entoderm.
<i>Lumbriculidae (Lumbriculus)</i>	Idem	V. WAGNER [1897] nicht angegeben.	Ektodermaler Mund; übriger Vor- derdarm vom Entoderm.
<i>Lumbriculidae (Lumbriculus)</i>	Idem	V. WAGNER [1900] 10 Segmente?	Mundhöhle ektodermal, Schlund entodermal.
<i>Lumbriculidae (Rhynehelms)</i>	VEJDOVSKÝ [1888- 1892] 1 Segm.	WINKLER [1902] 5-10 Segmente	Unbedeutende Einstülpung (Mund); Pharynx vom alten Darm regeneriert.
<i>Lumbriculidae (Lumbriculus)</i>	nichts bekannt	IWANOW [1903] nicht an- gegeben	Ektodermale Mundöffnung; Pha- rynx vom Entoderm.
<i>Euchytraeidae</i>	Idem	NUSBAUM [1904] 2-12 Segmente.	Mundhöhle und vorderster Teil des Oesophagus-Pharynx ekto- dermal; Hinterer Oesophagus- Pharynx aus dem Entoderm.
<i>Glossoscolecidae (Criodrilus)</i>	Idem	TIRALA [1912] nicht an- gegeben; „einige“	Mundhöhle ektodermal bis zum 2. Segmente; übriger Vorder- darnteil entodermal.
<i>Lumbricidae (Allolobophora) (Lumbricus)</i>	VEJDOVSKÝ [1884] 4 Segmente WILSON [1889] 5 Segmente Diese Arbeit [1917] 4 Segmente	RIEVEL [1886] nicht an- gegeben	Keine Ektodermeinstülpung; Pharynx vom alten Darm.
<i>Lumbricidae (Allolobophora) (Lumbricus)</i>	Idem	HESCHELER [1898] 5 Seg- mente	Ektodermale Mundhöhle bis etwa 3. Segment (äußere Segmente); Pharynx vom alten Darm rege- neriert.
<i>Lumbricidae (Allolobophora)</i>	Idem	KROEBER [1900] 7 Segm.	Ektodermale Mundhöhle; Pharynx vom alten Darm regeneriert.
<i>Lumbricidae (Helodrilus)</i>	Idem	LEYPOLDT [1910] 4 Rin- gel; darauf ein Pfropf- stück genäht (siehe Text).	Kleine ektodermale Einstülpung; Pharynx vom alten Darm rege- neriert.

¹ Erwähnt sind nur diejenigen Formen, bei denen Pharynxregeneration beobachtet und mit den ontogenetischen Vorgängen in Beziehung gebracht wurde.

LITERATURVERZEICHNIS¹

1902. ABEL, M. *Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochaeten*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 73.
1892. BEDDARD, F. E. *Researches into the embryology of the Oligochaeta*. I. *On certain points in the development of Acanthodrilus multiporus*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 33.
1895. — *A monograph of the order Oligochaeta*. Oxford.
1886. BENHAM, W. Bl. *Studies on Earthworms*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 26.
1891. — *Report on an earthworm collected for the Natural History Department of the British Museum, by Emin Pasha, in Equatorial Africa*. Journ. of the Roy. Micr. Soc., 1891.
1892. — *Notes on two Acanthodriloid earthworms from New-Zealand*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 33.
1890. BERGH, R. S. *Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden*. I. *Zur Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von Lumbricus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 50.
1896. BRETSCHER, K. *Die Oligochaeten von Zürich*. Revue Suisse de Zool., Vol. 3, Fasc. 4.
1881. BUCINSKY, P. *Ueber die Entwicklung des Regenwurmes*. Zapisk novorow. Obsch. Est. Odessa, VII. (Russisch). Diese Arbeit war mir nicht zugänglich.
1883. BÜLOW, C. *Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 39.
1890. CERFONTAINE, P. *Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre*. Arch. de Biol. Tome 10.
1869. CLAPARÈDE, Ed. *Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (Lumbricus terrestris Linné)*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 19.

¹ Es wurden darin keine theorischen Arbeiten über die Regeneration aufgenommen, sondern nur diejenigen Abhandlungen berücksichtigt, die die Regeneration des Oligochaeten-Vorderdarms behandeln und diese Erscheinung mit der Embryonalentwicklung vergleichen.

1886. COLLIN, A. *Criodrilus lacuum Hoffm.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46.
1909. DEQUAL, Lidia. *Ricerche istologiche sull'epitelio cutaneo e intestinale dell' Octolasmus complanatum.* Ant. Dug., Archivio Zoologico. Vol. 4.
1904. DITLEVSEN, A. *Studien an Oligochaeten.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 77.
1899. EISIG, H. *Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden.* Mitteilungen aus der Zool. Station zu Neapel, Bd. 13.
1907. FUCHS, K. *Topographie des Blutgefäßsystems der Chaetopoden.* Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. 42.
1913. GALVAGNI, E. *Histologie des Genus Ctenodrilus Clap.* Arb. aus dem Zool. Inst. Wien und der Station Triest, Bd. 15.
1881. GOETTE, A. *Zur Entwicklungsgeschichte der Würmer.* Zool. Anz. Jahrg. 4. 1881.
1897. GOODRICH, Ed. S. *Notes on Oligochaetes.* Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 39.
1899. HAASE, H. *Ueber Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum Lam. mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystems.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 65.
1876. HATSCHKE, B. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden.* Sitzungsber. der K. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 74.
1878. — *Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden.* Arb. aus dem Zool. Inst. Wien, Bd. 1.
1897. HEIDER, K. *Ist die Keimblättertheorie erschüttert?* Zool. Centralblatt, Bd. 4, Nr. 22.
1896. HEPKE, P. *Zur Regeneration der Naiden.* Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. 63.
1896. HESCHELER, K. *Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden.* I. Teil. Jen. Zeitschr., Bd. 30.
1898. — *Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden.* II. Teil (*Histo- und organogenetische Untersuchungen.*) Jen. Zeitschr., Bd. 31.
1894. HESSE, R. *Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchytraeiden.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57.
1894. — *Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 58.

1898. HOFFMANN, R. W. *Zur Orientierung kleinster mikroskopischer Objekte*. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 15.
1899. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochaeten*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 66.
1903. JWANOW, P. *Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus Gr.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 75.
1882. KENNEL, J. *Ueber Ctenodrilus pardalis Clap.* Arb. aus dem Zool. Inst. Würzburg, Bd. 5.
1879. KLEINENBERG, N. *The development of the Earthworm, Lumbricus trapezoides Dugès*. Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 19.
1890. KORSCHULT, E. und HEIDER, K. *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere*. Spezieller Teil. Heft I., Jena.
1898. KORSCHULT, E. *Ueber Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden*. Verhandl. der Deutschen Zool. Ges.
1907. — *Regeneration und Transplantation*. Jena.
1871. KOVALEVSKY, A. *Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden*. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7), Tome 16.
1900. KROEBER, JOHANNA. *On experimental demonstration of the regeneration of the pharynx of Allolobophora from entoderm*. Biological Bulletin, Vol. 2. N° 3, Boston.
1883. LEMOINE, M. *Recherches sur le développement et l'organisation de l'Enchytraeus albidus (Hentle), Enchytraeus buchholzii (Vejdovsky)*. Assoc. franç. pour l'avancement des sciences, 1883.
1910. LEYPOLDT, H. *Transplantationsversuche an Lumbriciden I. Zur Beeinflussung der Regeneration eines kleinen Pfropfstückes durch einen grösseren Komponenten*. Archiv für Entwicklungsmechanik d. Org., Bd. 31, Heft I.
1904. LIVANOW, N. *Darmmuskulatur der Oligochaeten und Hirudineen*. Zool. Anz., Bd. 27.
1895. MAKAROW, N. N. *Bildung neuer Segmente bei Oligochaeten*. Zool. Anz., Bd. 18.
1913. MAYER, LORE. *Die intracellulären Fibrillen in den Epithelzellen von Oligochaeten und Polychaeten und das Skelett der Muskelzellen*. Archiv. f. Zellforschung, Bd. 11.
1910. MEISENHEIMER, J. *Die Excretionsorgane der wirbellosen Tiere*. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, Bd. 2, II. Heft.

- 1890-1891. MEYER, E. *Die Abstammung der Anneliden*. Biol. Centralblatt, Bd. 10.
1886. MICHAELSEN, W. *Untersuchungen über Enchytraeus Möbii Mich. und andere Enchytraeiden*. (Aus dem Zool. Institut zu Kiel) (Diss.).
1900. — *Das Tierreich. Oligochaeta*. Berlin.
1895. NUSBAUM, J. *Zur Anatomie und Systematik der Enchyträiden*. Biol. Centralblatt, Bd. 15.
1904. — *Ueber die Regeneration des Vorderteils des Enchyträidenkörpers nach einer künstlichen Operation*. Poln. Arch. Biol. Mediz. Wiss., Lemberg, 2. Bd.
(Dieses Archiv war mir nicht zugänglich; über diese Arbeit ist referiert in « Zoologischer Jahresbericht » 1904.)
1874. PERRIER, E. *Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres*, Archiv de Zool. expér., Tome 3.
1882. — *Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres IV. Organisation des Pontodrilus*. Archiv de Zool. expér., Tome IX.
1904. POLOWZOW, Wera. *Ueber kontraktile Fasern in einer Flimmerzellenart und ihre funktionelle Bedeutung*. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 63.
1868. RATZEL, FR. *Beiträge zur Anatomie und systematischen Kenntnis der Oligochaeten*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 18.
1868. RATZEL, F. und WARSCHAWSKY, M. *Zur Entwicklungsgeschichte des Regenwurmes (Lumbricus agricola Hoffm.)*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 18.
1901. RIBAUCOURT, E. de. *Etudes sur l'anatomie comparée des Eombricides*. Rev. sc. de France et Belgique, Tome 35.
1896. RIEVEL, H. *Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62.
1895. ROSA, D. *Revisione dei Lumbricidi*. Mem. R. Accad. Torino, Tome 43.
1889. ROULE, L. *Etudes sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochaete limicole marin (Enchytraeoides Marioni)*. Ann. Sc. nat. (7), Tome 7.
1908. STERLING, St. *Das Blutgefäßssystem der Oligochaeten*. Jen. Zeitschr., Bd. 44.
1915. TANNREUTTER, G. W. *The embryology of Bdellodrilus philadelphicus*. Journ. of Morph., Vol. 26, n° 2.

1912. TIRALA, L. *Regenerations- und Transplantationsversuche an Criodrilus lacuum*. Zentralblatt f. Physiologie, Bd. 26.
1913. — *Regeneration und Transplantation bei Criodrilus*. Archiv f. Entwicklungsmechanik d. Organismen, Bd. 35.
- 1855-1856. UDEKEM, J. d'. *Développement du Lombric terrestre*. Mém. couronnés et mém. des savants étrangers de l'Acad. de Belgique, Tome 27.
1863. — *Mém. sur les Lombricins*. Mém. de l'Acad. de Belgique, Tome 35.
1886. UDE, H. *Ueber die Rückenporen der terricolen Oligochaeten*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43.
1896. — *Beiträge zur Kenntnis der Enchytraeiden und Lumbriciden*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 61.
1884. VEJDOVSKY, F. *System und Morphologie der Oligochaeten*. Prag.
- 1888-1892. — *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, mit Atlas*. Prag.
1893. WAGNER, F. von. *Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration*. Biol. Centralblatt, Bd. 13.
1897. — *Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus*. Zool. Anz., Bd. 20.
1900. — *Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus Gr.* I. Teil. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere, 13. Bd., IV. Heft.
1887. WILSON, Ed. B. *The Germ-bands of Lumbricus*. Journal of Morphology, Vol. 1.
1889. — *The Embryology of the Earthworm*. Journal of Morphology, Vol. 3.
1890. — *The origin of the mesoblast-bands in Annelids*. Journal of Morph., Vol. 4.
1902. WINKLER, G. *Die Regeneration des Verdauungsapparates bei Rhynchelmis limosella Hoffm.* Jahresber. der Böhmischen Gesellschaft der Wiss. in Prag.
1905. WOLTERECK, R. *Zur Kopffrage der Anneliden*. Verhandl. der Deutschen Zool. Gesellschaft.
1898. ZIEGLER, H. E. *Ueber den derzeitigen Stand der Coelomfrage*. Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellschaft, 8. Jahresversammlung.
-